



Composante sociale des traits d'histoires de vie d'un ongulé forestier européen : cas du sanglier femelle

Gwenaël Kaminski

► To cite this version:

Gwenaël Kaminski. Composante sociale des traits d'histoires de vie d'un ongulé forestier européen : cas du sanglier femelle. Ecologie, Environnement. Université Paris-Nord - Paris XIII, 2005. Français. NNT : . tel-00514186

HAL Id: tel-00514186

<https://theses.hal.science/tel-00514186>

Submitted on 1 Sep 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE PARIS XIII

Ecole Doctorale: Vivant et Société

THESE

Présentée pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS XIII

Biologie du Comportement
par

Gwenaël Kaminski

**Composante sociale des traits d'histoires de vie d'un
ongulé forestier européen : cas du sanglier femelle**



| | | |
|--------------|--|--------------------------|
| P. JAISON | Professeur (Université Paris XIII) | Président |
| F. S. DOBSON | Professeur (Auburn University, USA) | Rapporteur |
| P. JOUVENTIN | Directeur de Recherches CNRS (U.M.R. 5175 Université Montpellier) | Rapporteur |
| R. MAUGET | Professeur MNHN (U.M.R. 5173 Université Paris VI) | Rapporteur |
| E. BAUBET | Ingénieur d'études ONCFS (CNERA Cervidés Sanglier) | Examineur |
| C. BAUDOIN | Professeur (Université Paris XIII) | Examineur (Directeur) |

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (CNRS UMR 7153)

RESUME

L'hypothèse selon laquelle les femelles de sanglier, *Sus scrofa*, d'une population forestière, s'assemblent entre elles de manière à maximiser leur succès reproducteur est testée ici. La dynamique à court et à long terme des groupes est abordée en intégrant la composante sociale dans les choix relatifs aux trajectoires sociales et à certains traits d'histoire de vie des laies.

Après avoir déterminé les paramètres sociaux du groupe, c'est-à-dire la mise en évidence de l'organisation sociale, des relations sociales entre les individus et donc de la structure sociale, le système d'appariement des individus de cette population a été apprécié. Nos résultats montrent que les groupes familiaux sont constitués d'une laie adulte, de deux laies *yearlings* et des jeunes de l'année. Cette organisation sociale typique peut fluctuer autant dans les effectifs qu'au niveau de la structure en âge des membres, sous l'influence de paramètres spéci-spécifiques et environnementaux. Bien que toutes les femelles du groupe familial soient apparentées génétiquement à la matriarche, une hiérarchie, basée sur le poids et l'âge des femelles, régit les relations sociales. Les analyses génétiques ont révélé l'existence d'une multipaternité au niveau des fœtus d'une même portée traduisant ainsi un système d'appariement de type polygynandrie pour les individus de cette population.

La dynamique à court et à long terme du groupe a ensuite été étudiée. La pérennité du groupe social a été quantifiée à partir des différents flux d'individus. L'estimation des flux d'individus entrant et sortant du groupe familial a nécessité de déterminer les trajectoires sociales liées à la dispersion et à la reproduction des femelles. L'appréciation des flux d'individus entrant et sortant a révélé que le taux de croissance des groupes familiaux est, globalement, très légèrement positif ; ce qui se traduit, au niveau populationnel, par une faible augmentation des effectifs. L'intégration de la composante sociale dans l'analyse des traits d'histoire de vie des laies a démontré que les groupes familiaux sont soumis à plusieurs mécanismes de régulation interne. Le premier mécanisme est une compétition entre les femelles adultes. Celle-ci affecte principalement la *fitness* directe des femelles en diminuant la taille de portée. Le second mécanisme de régulation du groupe résulte de la dispersion des femelles *yearlings*. Ce phénomène, qui a pour conséquence une fission du groupe familial, s'opère dans un tiers des groupes. L'interprétation de la relation entre la fission du groupe et la participation à la reproduction des femelles *yearlings* a été faite en considérant un budget-temps différentiel entre les femelles du groupe.

Tester cette hypothèse a nécessité de quantifier les coûts et les bénéfices associés aux comportements de vie en groupe et ceux engendrés par une participation à un épisode reproductif. La synchronisation des laies en gésine, phénomène âge-dépendant, permet un élevage coopératif des marcassins. L'absence de synchronisation dans les dates de parturition peut se traduire, au niveau collectif, par un échec social qui amène les femelles à se séparer. Pour les femelles *yearlings*, les bénéfices liés à la participation à un épisode reproductif (gain de *fitness* directe) ne semblent pas compenser les coûts (phénotypiques et sociaux) qu'engendrent l'expression de ce comportement. Ce travail a également montré que la taille et la composition en individus du groupe influencent l'exploitation des ressources spatiales. Enfin, le rôle clef des femelles *yearlings*, autant au niveau de la pérennité du groupe, qu'au niveau de l'aide coopérative qu'elles apportent, est discuté.

Pour terminer, ce travail suggère de nouvelles investigations pour gérer cette espèce en pleine explosion démographique.

Mots-clés: Ecologie comportementale ; élevage coopératif facultatif ; système matriarcal ; synchronisation des comportements ; compétition intra-groupe ; trait d'histoire de vie ; domaine vital ; population forestière ; ongulé ; sanglier.

Sommaire

| | | | |
|--|-----------|---|------------|
| Avant Propos | 1 | II. 2 Résultats | 100 |
| Introduction | 3 | II. 3 Discussion | 103 |
| Matériel et Méthodes | 16 | | |
| I. Biologie du sanglier, état des connaissances | 16 | III. Association mère-filles et ses conséquences ... | 105 |
| I. 1 Systématique et distribution géographique | 16 | Life-history patterns in female wild boars (Sus scrofa): mother-daughter postweaning associations. (Manuscript 1) | 105 |
| I. 2 Caractères phénotypiques et catégories d'âge | 17 | | |
| I. 3 Habitat, alimentation et rythme biologique | 17 | IV. Paramètres reproducteurs | 112 |
| I. 4 Plasticité de l'organisation sociale et spatiale | 18 | IV. 1 Méthodes | 116 |
| I. 5 Le sanglier et son impact écologique | 19 | IV. 2 Résultats | 119 |
| | | IV. 3 Discussion | 126 |
| II. Lieu d'études | 22 | Discussion du chapitre II | 132 |
| II. 1 Site d'études | 22 | | |
| II. 2 Perturbations anthropiques du milieu forestier | 23 | Chapitre 3 : la vie en groupe | 138 |
| III. Méthodes et variables utilisées | 25 | I. Une histoire de synchronisation des activités ... ? | 139 |
| III. 1 Capture et marquage des sangliers | 25 | Could asynchrony in parturition among females cause intra-group social segregation in wild boars? (Manuscript 2) | 139 |
| III. 2 Suivi des sangliers marqués | 26 | | |
| III. 3 Variables utilisées | 29 | II. Des petits qui croissent ... | 147 |
| III. 4 Traitements et analyses des données | 31 | II. 1 Méthodes | 149 |
| | | II. 2 Résultats | 149 |
| Chapitre 1 : Organisation et structure sociales | 32 | II. 3 Discussion | 151 |
| I. Taille et composition des rassemblements | 33 | III. ... des femelles yearlings qui s'investissent ... | 154 |
| I. 1 Méthodes | 35 | Costs and benefits of early reproduction in female wild boar. (Manuscript 3) | 154 |
| I. 2 Résultats | 36 | | |
| I. 2. a Taille des rassemblements | 36 | IV. ... Et des adultes qui s'établissent | 162 |
| I. 2. b Composition en individus des observations | 37 | IV. 1 Méthodes | 164 |
| I. 3 Discussion | 39 | IV. 2 Résultats | 168 |
| II. Taille et composition des groupes | 41 | IV 2. a Description des domaines vitaux au cours de l'année | 168 |
| II. 1 Méthodes | 42 | IV 2. b Description des domaines vitaux entre les années | 173 |
| II. 2 Résultats | 43 | IV. 2 Discussion | 173 |
| II. 3 Discussion | 48 | Discussion du chapitre III | 182 |
| III. Qui fréquente qui ? Les interactions | 51 | Chapitre 4 : Réflexion en terme de gestion ... | 187 |
| III. I Méthodes | 54 | 1. La taille des groupes peut-elle être un outil de gestion ? | 187 |
| III. 2 Résultats | 56 | 2. Faut-il préserver les laies âgées ? | 190 |
| III. 2. a Associations dyadiques entre femelles | 56 | 3. La chasse est-elle un facteur de dispersion socio-spatiale ? | 192 |
| III. 2. b Interactions sociales entre femelles | 59 | 4. La chasse influence-t-elle la vie en groupe ? | 194 |
| III. 3 Discussion | 61 | | |
| IV. Petits secrets de famille | 65 | Conclusion générale | 196 |
| IV. 1 Méthodes | 71 | Références bibliographiques | 204 |
| IV. 2 Résultats | 74 | | |
| IV. 3 Discussion | 75 | Liste des Tableaux | 222 |
| Discussion du chapitre I | 78 | Liste des Figures | 224 |
| | | | |
| Chapitre 2 : Pérennité des familles | 85 | | |
| I. Des familles qui s'agrandissent ... | 86 | | |
| I. 1 Méthodes | 88 | | |
| I. 2 Résultats | 90 | | |
| I. 3 Discussion | 93 | | |
| II. ... Et des familles qui se séparent ... | 97 | | |
| II. 1 Méthodes | 99 | | |



Avant propos

"Autrefois, la cueillette des fraises des bois et le ramassage des champignons étaient tenus pour des sports dangereux et avant d'y partir il était chaudement recommandé de rédiger son testament. A tout hasard !

Pénétrer dans une forêt, c'était en effet s'exposer à faire la rencontre inopinée d'un Ours, d'un Loup ou de tout autre gourmet poilu grand amateur de C.P.N. [ndlr Connaissance & Protection de la Nature] et de petits Chaperons rouges. C'était un temps où le gibier avait sa chance, voyez-vous : avec de bonnes jambes et à condition de savoir grimper très vite aux arbres, on pouvait à la rigueur espérer s'en tirer ... Depuis, hélas ! les choses ont bien changé. Il y a eu le catalogue de Manufrance, les boulettes de viande au cyanure et toute la gamme des fusils « *Le Robust* ». Au fil des ans, sans demander l'avis de personne, l'Homme a mis au point la chasse à courre, la battue administrative, la campagne de destruction des nuisibles et des tas d'autres innovations d'un goût discutable. Alors, trouvant sans doute que ce n'était plus du jeu, les Loups, les Ours, les Lynx se mirent à disparaître à qui mieux mieux. Les vilains boudeurs que voilà !

Et maintenant, en 1974 [ndlr 2004 !], que reste-t-il comme bête vraiment sauvage dans nos belles forêts ? Quel est le seul animal qui ait totalement refusé de se civiliser malgré les siècles ? Qui donc, tel un brutal et rustique seigneur du Moyen-âge, promène encore sa force tranquille sous les frondaisons, capable certes d'une grande patience et d'un calme admirable, mais sachant aussi se fâcher tout rouge pour peu qu'un malotru l'importune ? Bref, quelle est la seule bête sauvage qui fasse encore courir sur l'échine du promeneur isolé un agréable petit frisson d'angoisse ?

Vous l'avez reconnu : c'est le SANGLIER, celui que l'on appelait jadis la Bête Noire.

Bien que très répandus encore dans les bois – grâce au ciel – les Sangliers sont toujours relativement mal connus. C'est que l'on entend surtout parler d'eux à travers les récits des chasseurs, histoires généralement peu réjouissantes et par-dessus le marché incomplètes : les récits d'agonie, cela va bien cinq minutes. Ce sont leurs coutumes secrètes que l'on aimerait bien connaître, leurs goûts alimentaires, leur sens de l'humour, leur voyage mystérieux à travers la France et tant d'autres choses...

Seulement voilà, il y a belle lurette qu'ils ne se laissent plus approcher les bougres. Ils ont fini par comprendre qu'il n'y avait pas de dialogue possible et que la seule chose à faire était de courir plus vite que les balles des fusils. Désormais, au premier bruit bizarre, au moindre effluve suspect, ils quittent en silence la bauge où ils se tapissent la journée durant et décampent sans demander leur reste.

Dans ces conditions, essayez donc vous autres d'entamer la conversation et d'exercer correctement votre métier... ! "

Extrait du journal le plus lu dans les terriers : **La Hulotte n° 23 (1974)**

Et pourtant... perdu au milieu de la forêt de Chizé, un chercheur, R. Mauget avait déjà, à cette époque, commencé à entamer la conversation avec ses bêtes noires. Pour percer les mystères, il osa les capturer, les marquer, et même... leur soumettre des examens physiologiques approfondis. En 1980, R. Mauget confia ses observations et ses recherches dans sa thèse d'état, qui deviendra par la suite



la référence incontournable sur cette espèce. Quelques années plus tard, les équipes de l'INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) et de l'IRGM (Institut de Recherche sur les Grands Mammifères) de Toulouse, sous l'égide de F. Spitz et R. Campan, s'intéressèrent également à ce bougre d'animal. Des travaux remarquables (voir notamment les recherches de Dardaillon, Janeau, Cousse) sur les voyages mystérieux de ces bêtes sauvages, sur la manière dont elles occupent les différents habitats, sur leur capacité de camouflage à travers les roseaux...sont alors effectués. Puis aidées par les nouvelles techniques, ces équipes sont parvenues à deviner les us et les coutumes très confidentielles de cette espèce, en calculant le temps des repas, des siestes...et même des fugues juvéniles...finis les secrets... « Dame Hulotte » pouvait être contente...

Sauf que...cette bête noire, ce rustique seigneur du Moyen-Age, avait profité du manque de dialogue ici et là, pour discrètement se multiplier, et devenir en quelques années l'ennemi public numéro un. Cultures agricoles ravagées, prairies retournées...un vrai fléau. Ainsi soucieux de reprendre, au plus vite, le dialogue avec cette bête sauvage, une équipe de l'ONC (Office National de la Chasse), sous la direction de J. Vassant, commence, au début des années 80, à suivre différentes populations situées en Haute Marne, dont celle du massif forestier d'Arc-en-Barrois. Cette équipe, aidée par la fédération des chasseurs de ce même département, à l'instar des examens physiologiques du docteur Mauget, soumit les sangliers à une batterie d'expériences. Les résultats probants permirent de découvrir que la poupée gonflable clignotante, malgré ses formes, n'effrayait pas les sangliers des cultures agricoles, pas plus que les différents leurres musicaux, en revanche leurs groins détestaient les petites décharges électriques...et hop ! le fil électrique pour la protection des cultures fut mis en place ...Peu de temps après, cette équipe fit une deuxième découverte très importante : cette bête, au caractère de cochon, est fûtée...ainsi, au moindre centimètre de parcelle agricole non équipé de fil électrique ou d'un fil mal posé, et hop !...l'observation de sanglier mâchouillant les blés redevient fréquente...Après quelques années de dur labeur, cette équipe est parvenue à découvrir les mets préférés des sangliers. D'une appétence élevée, le maïs en grain est alors, peu à peu, utilisé comme un moyen dissuasif pour protéger les cultures. Le succès est total...

En parallèle à ces recherches appliquées, cette équipe voulut également découvrir les autres petits secrets de ce mystérieux ongulé. C'est ainsi que le dialogue avec les animaux reprit et un jeu de données, exceptionnel à plus d'un titre, fut récolté avec une grande constance : ces animaux sauvages furent attrapés et les trouvant peut être trop "laies", la pose de boucles auriculaires, de couleur et de forme extravertie, permit alors à ces bêtes de se faire remarquer de loin...toutes fières de leur boucles et l'estomac bien rempli par un maïs disponible par tous les temps, certains osèrent même revenir... Dès 2003, après plus de 20 ans, environ 2200 individus furent marqués et près de 180 gagnèrent, en raison de leur élégance, un joli collier émetteur autour du cou...! D'une confiance extrême envers cette équipe, les sangliers livrèrent, petit à petit, leurs mœurs confidentiels sur : leur site préféré, leur nid de mise-bas, la croissance des jeunes, l'influence des facteurs écologiques sur la démographie de leur population, les stratégies adoptées face aux pressions anthropiques et même sur les relations de voisinage...

Le travail qui suit se propose de révéler les rituels sociaux de ses animaux, découverts par cette équipe à laquelle j'ai été associé pendant trois ans.



Introduction

Les individus d'une même espèce, bien qu'ayant un pool génique (génotype) commun, présentent une forte plasticité phénotypique. Cette variabilité intra-spécifique s'exprime, principalement, à travers des différences d'ordres morphologique, physiologique ou comportemental. Ces variations interindividuelles peuvent résulter d'acquis individuel ou être d'origine génétique. Dans ce dernier cas, les caractères sont dit héréditaires et peuvent être transmis à leur descendance. A l'intérieur d'une espèce, les individus vivant dans un environnement ou une aire biogéographique propre, possèdent des pools géniques plus similaires entre eux que vis à vis de l'ensemble des autres individus de l'espèce. Cette similitude dans les génotypes permet de catégoriser une espèce en plusieurs populations. Ainsi, une population de pool génique G_1 aura une structure différente de la population G_2 s'il y a eu sélection des phénotypes ; sélection des phénotypes qui résulte des contraintes liées au milieu (Lewontin 1974). Dans une population, la contribution de chaque individu à la génération suivante dépend de ses capacités de survie et de reproduction. A des conditions environnementales données, les individus possédant les caractères conférant le plus d'avantages, *i.e.* les individus les mieux adaptés à leur environnement, se reproduiront mieux et engendreront, par conséquent, une descendance plus importante. Le déséquilibre, qui résulte de la capacité de certains individus à laisser plus de descendants que d'autres, constitue la condition de l'évolution par sélection naturelle.

La répétition de ce processus au cours des générations successives permet aux individus d'être de mieux en mieux adaptés à leur environnement. Ce processus s'accompagne ainsi de changements dans le pool génétique de la population et, à une échelle plus importante, dans le pool génique de l'espèce. Malgré tout, soumis à des pressions écologiques différentes, se sont alors d'autres individus, plus adaptés à ce nouvel environnement, qui engendreront un plus grand nombre de descendants. Si les individus les mieux adaptés aux conditions initiales sont trop dépendants de leur environnement, un changement brutal des pressions écologiques confère alors à leurs caractères phénotypiques d'être moins « efficaces ». Pour ces individus, leurs caractéristiques non-adaptatives ont comme conséquence principale de réduire fortement leurs probabilités de survie. Avec une probabilité de survie faible et un succès reproducteur réduit, ces individus possèdent alors une valeur adaptative, ou une *fitness*, plus faible que les autres individus de la population.

Ainsi, en raison des fluctuations des contraintes écologiques, chaque population possède des caractères qui lui sont plus ou moins propres et, à l'intérieur de chacune de celles-ci, la variabilité du pool génique permet, sur la base de la sélection naturelle, d'obtenir une plasticité phénotypique entre les individus.

Bien que différents courants de pensées essaient d'expliquer la vitesse à laquelle la sélection naturelle opère sur le vivant (*e.g.* le néodarwinien Ridley (1997) pour une évolution gradualiste ; Gould & Eldredge (1977) pour une conception saltatoire de l'évolution à travers leur théorie des équilibres ponctués), ils s'accordent sur l'importance de certains changements évolutifs majeurs. L'apparition de



la respiration grâce aux mitochondries/chloroplastes, l'évolution des plantes à fleurs, la divergence entre les reptiles et les oiseaux sont à titre d'exemple des changements majeurs. A une échelle moindre, une forte perturbation environnementale, dans une population donnée, peut conduire à la mise en place de mécanismes d'isolement reproductif et entraîner, à terme, «l'émergence» de nouvelles espèces (Grant 1986) ou l'extinction de la population donnée (Combes 1995). Des changements évolutifs moins importants peuvent également envahir la population, sans toutefois entraîner de divergence spécifique.

Parmi les transitions évolutives importantes, l'apparition de la vie sociale, dans différents taxons et à des degrés plus ou moins variables, substituant ou se proposant comme une stratégie alternative à la vie solitaire, est l'une des plus fascinante. Cependant, l'émergence de la socialité n'est pas un processus clair et sa compréhension reste un vrai challenge.

Chez les animaux, l'étonnante diversité de sociétés, ou plus communément de systèmes dits sociaux, permet de structurer celle-ci en trois niveaux : ainsi, les espèces et les populations peuvent se diversifier dans leur **organisation sociale**, dans leur **relation sociale** et par l'intermédiaire de leur **système d'appariement** (Wilson 1975).

- l'**organisation ou l'unité sociale** fait référence aux facteurs démographiques de base : taille de groupe, de la population..., structure d'âge de l'unité, taux de natalité, relation de parenté entre les individus...La description de l'organisation sociale permet généralement d'effectuer des comparaisons intra- ou inter-spécifiques. A l'inverse de la population qui est un concept bien précis, le terme de groupe social est plus difficile à définir. Initialement, Wilson (1975) caractérise le groupe comme «*any set of organisms, belonging to the same species, that remain together for a period of time interacting with one another to a distinctly greater degree than with other conspecifics*». Par la suite, Pitcher et al. (1983) rajoute le concept «elective group size» qui apporte la notion de distance inter-individuelle entre les membres, distance nécessaire pour que le partage de l'information (*i.e.* la communication) soit continu. Pour que le groupe soit caractérisé de social, cela nécessite un lien ou une attraction dite sociale entre les membres (Krause & Ruxton 2002). C'est ce lien ou cette attraction sociale que décrivent les relations sociales.

- Les **relations sociales** se développent entre deux membres d'une unité sociale particulière (Hinde 1983). Une telle relation se met en place quand deux individus interagissent de façon mutuelle, à plusieurs reprises, et où chaque interaction peut affecter leurs comportements futurs (Axelrod & Hamilton 1981). Parce que dans les unités sociales plus de deux animaux coexistent, chaque individu, qui participe à une telle relation, influence, de fait, les autres relations. Il en résulte l'émergence, à l'intérieur de l'unité, d'un réseau de relations sociales. Cet ensemble est nommé la **structure sociale** (Hinde 1983). D'un point de vue évolutif, les relations sociales jouent un rôle primordial dans l'adaptation de l'individu, et à une échelle plus importante de l'espèce, aux pressions environnementales (biotique ou non). Ainsi, il est probable que plusieurs comportements sociaux, comme par exemple l'altruisme, l'adoption, ou plus simplement les comportements de toilettage, aient pu se mettre en place et se généraliser chez le vivant par le biais de telles relations. L'importance évolutive de ces pressions sociales est telle que, chez l'Homme, la *theory of mind*, stipule que l'émergence du langage



ou encore l'accroissement de l'encéphale en sont des conséquences directes (Cosmides & Tooby 1992).

- Les **systèmes d'appariement** ou **systèmes de reproduction** sont généralement définis en relation avec le nombre de partenaires, de sexe opposé, avec qui un individu s'apparie durant une seule saison de reproduction (Emlen & Oring 1977). Ces systèmes peuvent également inclure une composante génétique qui se réfère à la progéniture issue de ces appariements (Kappeler & van Schaik 2002). Ce terme est employé à tous les niveaux d'organisation qui vont de l'individu à l'espèce en passant par le couple, le groupe et la population. Trois grands systèmes sont généralement utilisés pour les animaux (Holiday 1982) :

- (i) La monogamie est un système dans lequel mâles et femelles s'accouplent avec un seul partenaire pendant la saison de reproduction. Ce système plutôt fréquent chez les oiseaux est en revanche rare chez les mammifères (~4% des espèces).

- (ii) La polygamie est un système dans lequel un des sexes s'accouple avec plusieurs individus du sexe opposé (Holiday, 1982). Ainsi, quand un mâle s'accouple avec plusieurs femelles, le système est appelé polygyne, et quand une femelle s'accouple avec plusieurs mâles, le système est nommé polyandre. Si la polyandrie est assez rare chez les vertébrés, la polygynie est un système très répandu, principalement chez les mammifères (~80% des espèces).

- (iii) La promiscuité est un système où les mâles et les femelles s'accouplent avec différents partenaires (Rees & Harvey 1991). Ressemblant à un mélange de polyandrie et de polygynie, ce système est également nommé polygyandrie. Très difficilement observable chez beaucoup d'espèces, et donc pendant très longtemps sous estimé, l'apport récent des techniques de biologie moléculaire montre que ce système semble assez fréquent chez les vertébrés et fortement dépendant des conditions environnementales (e.g. Say 2000).

Les explications évolutives dans les variations des trois niveaux de sociétés animales, *i.e.* l'organisation sociale, la structure sociale et les systèmes d'appariement, doivent être examinées de façon distincte. Dans le cas contraire, des confusions et des mauvaises interprétations peuvent alors en découler.

Par exemple, la monogamie est un concept très ambigu du fait que certains auteurs utilisent ce terme pour décrire une forme d'organisation sociale (e.g. Fietz 1999), de système d'appariement ou la considère comme un mélange entre les deux (e.g. Brotherton et al. 1997). Toutefois, ces trois aspects nécessaires à décrire les systèmes sociaux sont étroitement interdépendants. Différents types de relations sociales (e.g. relations népotisme/despotisme) ne peuvent s'établir seulement qu'entre individus vivant dans la même unité sociale. Des relations belliqueuses peuvent même entraîner l'exclusion de certains individus et donc influencer l'organisation sociale. De plus, certaines propriétés de l'unité sociale peuvent être des pré requis vers l'évolution d'un système d'appariement spécifique (e.g. les harems, où l'unité est construite autour d'un mâle et de plusieurs femelles, favorise la polygynie).

Ainsi, l'étude des sociétés animales nécessite une approche intégrative qui examine chacun des trois niveaux, séparément, sans en ignorer les interrelations entre eux.

Pourquoi des stratégies de vie en société, ou plus communément de vie en groupe social, ont évolué ?



D'une manière générale, celles-ci sont interprétées comme des réponses adaptatives au milieu, contribuant à optimiser la *fitness* de chacun des individus (Pulliam & Caraco 1984). En d'autres mots, cette stratégie permet d'augmenter l'accès aux ressources, ce qui confère alors un avantage pour les individus qui l'adoptent. L'accès de la ressource peut être directe, *i.e.* que la ressource est rendue plus facilement accessible (e.g. chasse coopérative des lycaons, Fanshawe & Fitzgibbon 1993), ou indirecte, *i.e.* que le partage et la défense de celle-ci sont facilités en cas de vie en groupe (Krause & Ruxton 2002). Bien qu'à l'évidence différentes ressources soient nécessaires pour que cette stratégie évolue, celles-ci n'ont pas la même importance. En effet, la *fitness* de chaque individu est modulée par les différents niveaux de coûts/bénéfices qu'apportent ces ressources. Les ressources alimentaires et en partenaires sexuels sont celles qui influencent le plus la *fitness* des individus. Clutton-Brock (1989) émet l'hypothèse que, chez les mammifères, la distribution des ressources alimentaires détermine la répartition des femelles et le succès reproducteur de ces dernières (*i.e.* leur valeur adaptative), alors que la distribution des mâles et leur *fitness* sont régies par leur capacité à trouver et à s'apparier avec les femelles.

Agissant de façon complémentaire ou d'une manière prépondérante, la stratégie de vie en groupe est également une solution adaptative pour se protéger du milieu. La protection peut être dirigée contre des facteurs abiotiques (thermique principalement¹, mais aussi hydrique) ou/et contre des facteurs biotiques (essentiellement dus à la prédation et dans une faible proportion au parasitisme). De multiples études montrent que soumis à des pressions de prédation différentes, l'organisation sociale au sein des populations varie. Ainsi, dans les populations où la pression de prédation est faible, les individus sont solitaires ou en groupe de faible taille et, en revanche, dans les populations soumises à des pressions fortes, la stratégie de vie en groupe de grande taille est prépondérante (e.g. Clutton-Brock et al. 1999).

Le paradoxe de la vie en groupe... !

En effet, bien que cette stratégie apporte certains avantages pour l'individu, la vie en groupe procure également des coûts (Krause & Ruxton 2002). A l'instar des bénéfices qu'elle apporte, les coûts sont de deux types : les coûts qui résultent des interactions intra-groupes et les coûts qui découlent de l'effet concentration. Les premiers sont liés :

(i) à la compétition pour les ressources entre les membres du groupe, phénomène nommé généralement interférence,

(ii) aux coûts qui résultent des relations sociales entre les individus et des comportements agressifs qui peuvent y être associés,

(iii) aux coûts liés à la synchronisation des activités (Ruckstuhl 1998).

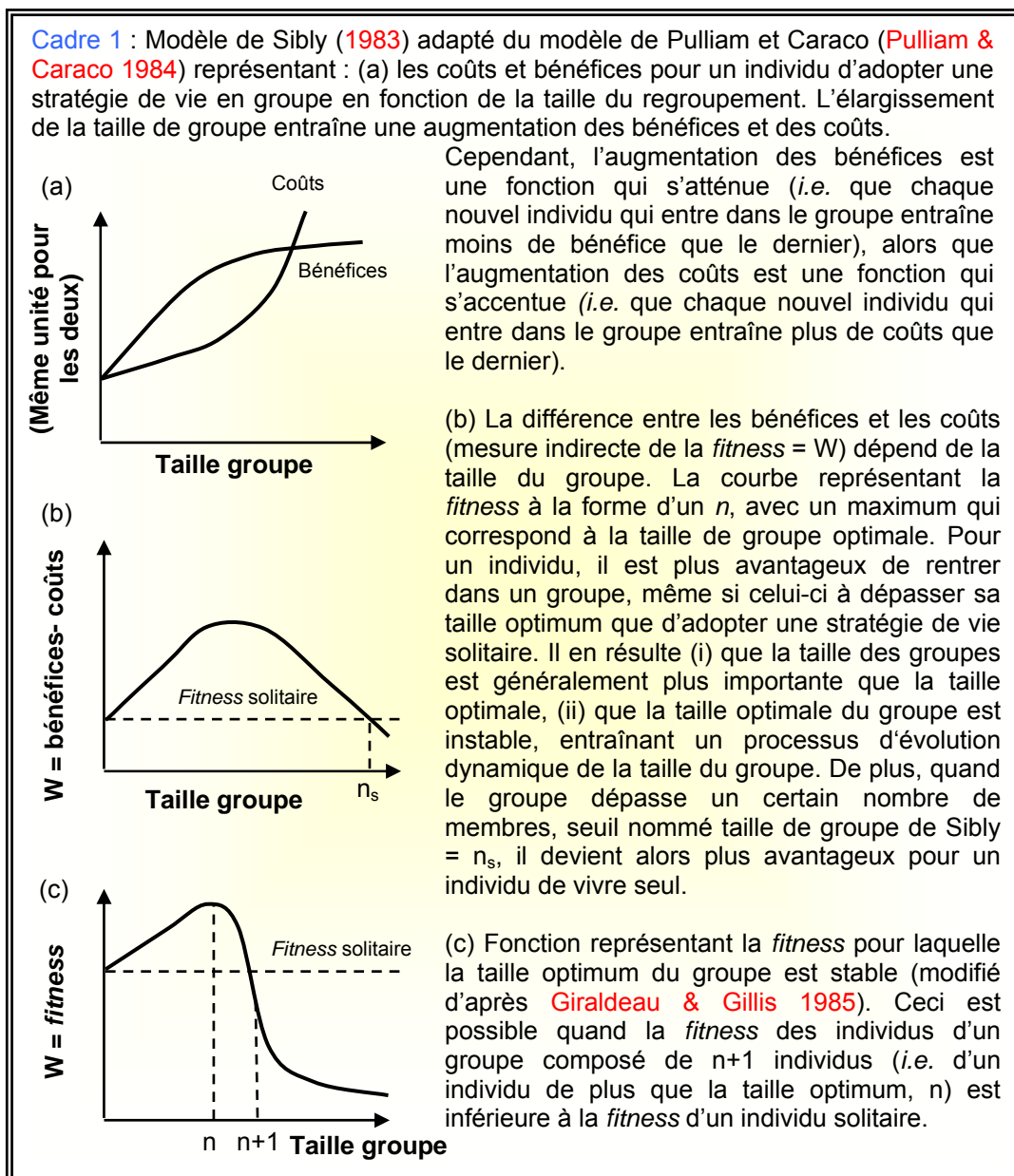
L'effet concentration, *i.e.* le rassemblement prolongé et spatialement proche de nombreux individus, peut induire des coûts autant en augmentant le risque de prédation, qu'en favorisant le taux de parasitisme.

¹ La protection et la résistance contre les contraintes mécaniques du milieu peuvent également favoriser la vie en groupe. Les déplacements en queue leu leu des poissons ou le vol en V de certains oiseaux sont de formidables exemples d'adaptation aux contraintes du milieu.



Pourquoi alors former un groupe ?

En fait les bénéfices que procurent la vie en groupe contrebalancent, voire même sous certaines conditions, sont supérieurs aux coûts qui en résultent (Alexander 1974, cadre 1). D'un point de vue adaptatif, cela signifie que la *fitness* des individus qui adoptent une stratégie de vie en groupe est supérieure à la *fitness* de ceux qui ont une stratégie de vie solitaire. Ainsi en fonction du nombre, mais également des individus qui le composent, le groupe procure à ses membres, plus ou moins de bénéfices et plus ou moins de coûts (Krause & Ruxton 2002). Pulliam et Caraco (Pulliam 1976, citer dans Pulliam & Caraco 1984) sont les premiers à avoir tenté de modéliser, en fonction des coûts et des bénéfices potentiels, les variations de *fitness* en relation à la taille du groupe. Ce modèle et ses compléments (Sibly 1983, Giraldeau & Gillis 1985, cadre 1) montrent que la *fitness* maximale, pour un individu, est atteinte pour une taille et une composition du groupe optimale. De chaque côté de cette optimum, la *fitness* de l'individu va diminuer.





En effet, les individus vont s'assembler pour optimiser leur *fitness* individuelle, mais une fois la taille optimale atteinte, l'immigration de nouveaux individus aura pour conséquence une diminution de la *fitness* individuelle, et celle-ci peut même devenir plus faible que la *fitness* d'un individu solitaire (Giraldeau & Gillis 1985). Dans ce dernier cas, la stratégie sociale n'est plus adaptée, ce qui amène les membres du groupe à se séparer et donc à un éclatement du groupe. Ces modèles théoriques simples sont largement reconnus et validés expérimentalement (e.g. Williams et al. 2003). Cependant, sous certaines conditions, les prédictions faites ne permettent pas d'expliquer, au mieux, la dynamique des groupes (Higashi & Yamamura 1993, Krause & Ruxton 2002).

Deux complications¹ sérieuses peuvent apparaître par rapport à ce modèle : le groupe n'étant pas constitué d'individus identiques, la taille optimale préférentielle n'est pas forcément la même pour tous les membres (ou catégories d'individus) du groupe (Ranta et al. 1993, Krause & Ruxton 2002). Par exemple, la *fitness* d'un individu dominant va augmenter avec l'accroissement de la taille du groupe et quand le nombre d'individus subordonnés atteint son maximum. En revanche un individu subordonné va, lui, sélectionner les groupes de faible taille et/ou des groupes composés principalement d'autres individus subordonnés. Ainsi, la taille du groupe est dépendante de la composition des individus qui le constitue ; **à une taille de groupe optimale est associée une composition de groupe optimale** (Ranta et al. 1993). L'autre complication à ce modèle est le degré de parenté qui peut exister entre les individus. Le modèle suppose, en effet, que les individus ne sont pas liés génétiquement ; dans le cas inverse, la sélection de parentèle (Maynard Smith 1964), i.e. le mécanisme de sélection qui tend à favoriser les individus apparentés génétiquement (Hamilton 1964), peut évoluer, complexifiant alors le modèle.

En effet, la *fitness* ou la valeur adaptative d'un individu, peut se décomposer en plusieurs termes. De manière globale, la *fitness* est la contribution génétique d'un individu à la génération suivante, i.e. le nombre de descendants produits par un individu et capables de se reproduire à nouveau (Aron & Passera 2000). Une distinction est faite entre la part du succès reproducteur de l'individu issue de sa reproduction «personnelle», c'est la *fitness* dite **directe** et la part du succès reproducteur de l'individu qui n'est pas issue de sa propre reproduction mais de celle des individus apparentés, c'est la *fitness* dite **indirecte**. La *fitness* directe associée à la *fitness* indirecte correspond au succès reproducteur global, encore appelé la *fitness inclusive* (Hamilton 1964).

Ainsi, dans le cas où il existe un degré de parenté non nul entre certains membres du groupe, la *fitness* d'un individu dépend de son "comportement", mais également des "comportements" des individus qui lui sont apparentés. Dans ce dernier cas, des modèles plus complexes (Higashi & Yamamura 1993, Giraldeau & Caraco 2000), sont nécessaires pour prédire la *fitness inclusive* des individus apparentés en fonction de la taille et de la composition du groupe. Globalement une augmentation du degré d'apparentement entre les individus tend à diminuer la taille du groupe (Higashi & Yamamura 1993).

¹ Une troisième complication, en relation aux aspects de prise de décision, existe au modèle de la taille de groupe optimale de Sibly. Suivant qui décide qu'un individu entre ou pas dans le groupe (celui qui se joint ou les individus du groupe), les prédictions par rapport au modèle s'inversent (pour plus de détails voir Higashi & Yamamura 1993).



Comme précédemment exposé, un groupe peut se caractériser par sa taille et sa composition en individus (âge, sexe...) en décrivant son organisation sociale. Toutefois, le groupe n'est pas une entité fixe mais dynamique. Ainsi, les variations de la taille du groupe peuvent mener, soit à la séparation de celui-ci en deux ou plusieurs groupes (Lefebvre et al. 2003), soit à l'union d'autres individus. La division du groupe et l'assortiment d'individus nécessaires pour (re)former un groupe ou l'augmenter, sont régis essentiellement par des mécanismes antagonistes (Krause & Ruxton 2002) :

- (i) les pressions liées à la compétition intra-groupe entraînent généralement une baisse dans l'efficacité d'acquisition des ressources, ce qui a pour principale conséquence une dissociation du groupe. A l'inverse, des pressions intra- et inter-spécifiques importantes (prédation/parasitisme, compétition inter-groupe...) amènent les individus à se regrouper, ce qui permet de réduire ou supprimer les pressions.

- (ii) l'apparition de plusieurs catégories d'individus (e.g. individus de sexes différents, d'âges différents...), où chaque catégorie possède un budget temps qui lui est propre, ne permet pas (ou plus) la synchronisation des comportements nécessaires pour maintenir une relation et une "cohésion sociale" entre les individus du groupe (Conradt & Roper 2000). A l'inverse, l'assortiment d'individus se réalise fréquemment entre les individus qui nécessitent les mêmes budgets temps (Ruckstuhl 1998). L'exemple le plus courant concerne la ségrégation sexuelle chez les ongulés où, du fait d'une différence de budget temps entre mâles et femelles, la plupart des regroupements d'ongulés sont uni-sexe (Conradt & Roper 2000, Ruckstuhl & Neuhaus 2001, Bon et al. 2001, Bonenfant et al. 2004).

- (iii) dans les groupes, les assortiments peuvent également être réalisés entre individus familiers et/ou apparentés (Chapitre 1.4) ce qui favorise l'apparition de la sélection de parentèle.

- (iv) en revanche, la réduction du temps disponible pour maintenir des relations sociales (e.g. comportement de *grooming*) entre tous les membres du groupe est une des causes d'abandon du groupe (Dunbar 1992).

L'entité dynamique que forme le groupe est donc soumise en permanence et ce, de manière plus ou prononcée, à ces mécanismes de scission et/ou d'assortiment d'individus.

La vie en groupe : une affaire de coopération !

La sélection naturelle *per se* tend généralement vers l'évolution de comportement qui augmente la *fitness* individuelle. Le processus qui conduit à favoriser les traits ou comportements possédant une plus grande *fitness* peut se nommer le **gambit¹ phénotypique** (Grafen 1982). Toutefois, certains comportements coopératifs, comme par exemple les comportements altruistes qui réduisent la *fitness* d'un individu au dépend d'autres individus, semblent contredire cette logique. La théorie de la sélection de parentèle, développée par Hamilton (1964), est une solution, qui peut s'opérer à l'intérieur d'une espèce, pour expliquer de tels comportements.

La coopération est une action ou un comportement initié par un individu (X) qui est bénéfique (i.e. augmente la *fitness*) pour un ou plusieurs autres individus (Y) (Sachs et al. 2004). Les comportements coopératifs sont généralement coûteux pour l'individu qui les initie, et sont alors nommés : comportements altruistes. Récemment, les comportements qui sont bénéfiques à la fois pour l'individu (X) et pour le ou les individu(s) (Y) ont également été classés de comportements dits coopératifs. Ce dernier cas, souvent

¹ Le terme de gambit, fait référence au jeu d'échecs, où il désigne le fait de jouer un coup qui entraîne le sacrifice de certaines pièces.



nommé d'*effet secondaire*, où comme nous allons le voir de "bénéfice d'intérêt propre" (cadre 2) est un puissant mécanisme de sélection (Clutton-Brock 2002, Sachs et al. 2004).

Pour comprendre la théorie de la sélection de parentèle, il faut garder en mémoire qu'un comportement peut être codé, de façon exclusive ou en partie, par un gène ou un ensemble de gènes. Si un individu effectue un comportement altruiste, comportement codé par exemple par le gène *a*, envers un individu apparenté, cela implique que les bénéfices d'un tel acte sont orientés vers un individu possédant un génotype très proche. L'acte altruiste pourra alors se répandre, dans la population ou au cours du temps, car le bénéficiaire, dans son patrimoine génique, possède très probablement aussi le gène *a*. Dans ce contexte, **la fréquence d'apparition de comportement altruiste dépend du degré de parenté entre l'individu qui effectue l'acte altruiste et le receveur de cet acte**. Le coefficient ou le degré de parenté correspond à la probabilité moyenne que deux individus acquièrent le même gène à partir de leur ancêtre commun (Cadre 3, p 66). Hamilton (1964) démontre que les comportements altruistes peuvent être sélectionnés quand les coûts nécessaires à ces comportements, *c*, sont plus faibles que les bénéfices, *b*, escomptés du coefficient de parenté entre l'émetteur et le receveur, *r*. Ce principe est généralement appelé la règle d'Hamilton : $rb > c$. Deux grands concepts dérivent de la règle d'Hamilton :

(i) si $r = 0$, l'inégalité ne peut pas être satisfaite. Cela signifie qu'un comportement altruiste ne peut être exécuté, via la sélection de parentèle, que vis à vis d'un individu apparenté ($r > 0$).

(ii) plus les comportements altruistes sont coûteux (e.g. absence de reproduction, comportement "kamikaze"), et plus ils seront délivrés vis à vis d'individus fortement apparentés.

Bien que la sélection de parentèle fournisse un modèle conceptuel pour comprendre les comportements altruistes, ou plus simplement la coopération entre individus apparentés, un grand nombre de comportements coopératifs ne peut pas être expliqué par la solution d'Hamilton (e.g. la coopération entre espèces différentes). Actuellement, une approche pluraliste émerge, dans laquelle de multiples modèles essaient d'expliquer les nombreux exemples idiosyncrasiques de comportements coopératifs (Sachs et al. 2004).

Ainsi, les comportements coopératifs, dans leur ensemble, peuvent s'inscrire dans l'un des trois grands modèles (Clutton-Brock 2002, Sachs et al. 2004): (i) le modèle de la **réciprocité directe** (Trivers 1971), dans lequel la coopération s'effectue entre individus qui "remboursent" leurs bénéfices, (ii) le modèle du partage des gènes ou de la **sélection de parentèle** (Hamilton 1964), dans lequel la coopération s'effectue entre apparentés et (iii) le modèle de l'effet secondaire bénéfique (West-Eberhard 1975, Brown 1983) ou des "**bénéfices d'intérêt propre**" (Kokko et al. 2001), dans lequel la coopération avec d'autres individus a un effet bénéfique pour celui qui l'initie.

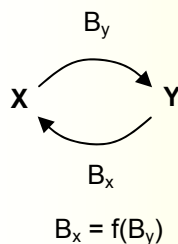
Bien que ces trois modèles expliquent les comportements coopératifs entre individus d'une même espèce, seuls les premiers et derniers peuvent, également, expliquer de tels comportements entre individus d'espèces différentes. Cependant, chaque modèle peut, également, être subdivisé (Cadre 2). Ainsi, le modèle de la réciprocité directe se subdivise entre le modèle du *choix du partenaire*, dans lequel les bénéfices sont "remboursés" à un individu choisi spécifiquement et le



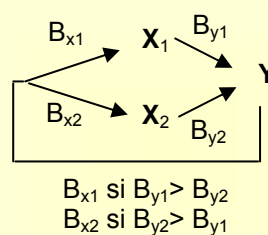
modèle de la *fidélité du partenaire*, dans lequel les bénéfices sont "remboursés" à un individu avec qui les *fitness* individuelles sont liées entre elles (e.g. partenaires sexuels). Le modèle de la sélection de parentèle se subdivise entre le modèle du *choix de l'apparenté*, dans lequel la coopération s'effectue avec un individu apparenté identifié sur la base phénotypique (cadre 3, p 66) et le modèle de la *fidélité de l'apparenté*, dans lequel la coopération s'effectue entre apparentés identifiés sur la base sociale des associations spatiales. Enfin, le modèle des "bénéfices d'intérêt propre" se subdivise entre le modèle de l'*effet secondaire à une voie*, dans lequel un individu reçoit les bénéfices fortuits d'un autre individu, le modèle de l'*effet secondaire à deux voies* dans lequel deux ou plusieurs individus reçoivent les bénéfices fortuits des uns par rapport aux autres et le modèle de l'*effet secondaire réciproque*, dans lequel un individu maximise les bénéfices fortuits reçus en aidant cet individu.

Cadre 2 : Modèles représentant les comportements coopératifs entre un individu X et Y (adapté de [Sachs et al. 2004](#)). Le modèle de la réciprocité directe avec les sous modèles de la fidélité du partenaire (1) et du choix du partenaire (2), le modèle de la sélection de parentèle (3) et les modèles de l'Effet Secondaire (ES) bénéfique à une voie (4), à deux voies (5) et réciproque (6). B_i correspond aux bénéfices reçus par l'individu i , B'_i correspond aux bénéfices d'intérêt personnel pour l'individu i , C_i correspond aux coûts pour l'individu i , r désigne le coefficient de parenté entre X et Y.

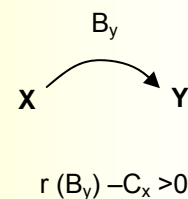
1) Fidélité du partenaire



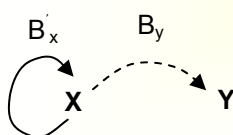
2) Choix du partenaire



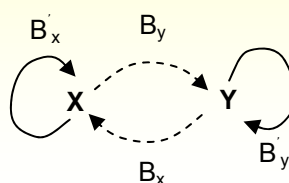
3) Sélection de parentèle



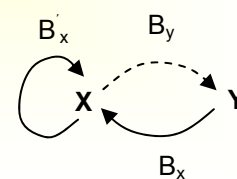
4) ES à une voie



5) ES à deux voies



6) ES réciproque



Comment se manifeste les comportements coopératifs ?

Bien que non exclusifs aux espèces caractérisées de sociales, les comportements coopératifs sont d'une très grande diversité. Outre la coopération pour l'acquisition des ressources alimentaires (e.g. [Fanshawe & Fitzgibbon 1993](#)), sexuelles (e.g. [Packer et al. 1988](#)), d'autres formes de coopération entre les individus peuvent émerger dans un groupe social. L'une d'elles, la coopération dans l'élevage des jeunes, est apparue, de façon indépendante, chez un grand nombre de vertébrés, et principalement chez les oiseaux ([Arnold & Owens 1998](#)) et certains mammifères ([Solomon & French 1997](#)). Cette coopération particulière s'accompagne généralement d'une absence de



reproduction de certains membres du groupe. Ces individus, bien que matures sexuellement, ne se reproduisent pas et prodiguent alors des comportements d'aides dans l'élevage de jeunes des autres parents. Cette absence de reproduction est souvent interprétée comme un des comportements altruistes les plus coûteux (Clutton-Brock 2002). La distribution des individus qui se reproduisent à l'intérieur d'un groupe s'étudie à partir de la théorie du **biais reproducteur** (Hamilton 1964). Ainsi, au sein d'un groupe, le biais reproducteur est élevé si un ou quelques individus monopolisent la reproduction et, à l'inverse, est faible si la majorité des individus se reproduisent. L'absence de reproduction de certains individus au sein du groupe est principalement dépendante du niveau de stress de ces individus. Une tension importante inhibe les fonctions reproductives. Ce stress résulte essentiellement de pressions sociales ; celles-ci s'opèrent via des comportements agonistiques, directs ou indirects, d'individus dits dominants (Clutton-Brock 2002). Ces individus dominants, en provoquant une inquiétude chez les autres membres du groupe, monopolisent ainsi la reproduction. Si les individus du groupe sont apparentés, l'élevage coopératif peut alors permettre d'augmenter la *fitness inclusive* de ces membres. Si en revanche ce n'est pas le cas il résulte, généralement, des contraintes environnementales (Solomon & French 1997, Arnold & Owens 1998, Hatchwell & Kondeur 2000). Soumis à de fortes pressions environnementales, l'élevage coopératif est même devenu, chez certaines espèces, obligatoire pour assurer la survie du groupe, voire de la population à laquelle le groupe appartient (e.g. chez les lycaons Courchamps et al. 1999).

De la coopération aux stratégies individuelles !

L'évolution de la coopération contraste avec l'évolution des traits/comportements qui sont directement, et seulement, bénéfiques pour les individus qui les possèdent (comme par exemple disposer de dents pointues, d'une bonne acuité visuelle). Toutefois pour un individu, il apparaît clairement que la plupart des comportements "fondamentaux" qu'il a concourent à une même finalité, celle de se reproduire, ou pour être encore plus précis, celle de transmettre son patrimoine génique. Dans ce contexte, il n'est pas difficile de concevoir la vie en groupe des animaux comme une stratégie hautement dérivée permettant aux individus de remplir au mieux cet objectif. Cependant, bien qu'un individu optimise ses comportements pour y arriver, celui-ci doit également faire des choix individuels. Les théories des **traits d'histoire de vie** (Roff 1992, Stearns 1992) postulent qu'un individu dispose de ressources limitées et que toute allocation à une fonction se fera au dépend d'autres fonctions (Williams 1966). Ainsi, chaque organisme doit faire face, au cours de sa vie, à des compromis entre les quatre fonctions principales (maintien, croissance, survie et reproduction) (Reznick 1985, van Noordwijk & DeJong 1986). Pour comprendre le principe de l'allocation aux ressources, imaginons une tarte, avec quatre parts, chacune représentant une des fonctions principales. La tarte ayant une taille donnée, l'augmentation d'une des quatre parts, décroît nécessairement la taille des trois autres. Ainsi, durant l'ontogenèse, la priorité dans l'allocation aux ressources évolue, ce qui conduit à la disparition ou à l'apparition de certains compromis, nommés généralement *trade-offs*.

Les individus d'une même population vont, en relation avec leur investissement dans une de ces fonctions, différer, essentiellement dans leur traits d'histoire de vie, *i.e.* dans leurs stratégies biodémographiques. Certains vont, par exemple, peu s'investir dans la croissance pour participer



rapidement à la reproduction, alors que d'autres ne s'investiront dans un épisode reproductif qu'une fois la croissance terminée. La variabilité inter-individuelle dans ces traits d'histoire de vie dépend principalement des pressions écologiques et sociales. Aussi, la sélection naturelle va favoriser, en fonction des différentes pressions qui s'exercent sur les individus à un moment donné, certaines stratégies biodémographiques. Les individus des espèces sociales sont soumis, en plus des contraintes liées au principe de l'allocation aux ressources, à trois décisions majeures (Cahan et al. 2002). Les deux premières, particulièrement étudiées chez les oiseaux sociaux (Stacey & Koenig 1990), s'intéressent aux choix de l'individu entre : se disperser ou rester sur son territoire natal (l'individu est alors considéré de philopatrique) et aider ou non dans l'élevage de jeunes non issus de sa reproduction. Les études sur les mammifères, et sur les invertébrés sociaux, se focalisent, elles, principalement sur la troisième décision : un individu doit-il se reproduire ou non à l'intérieur du groupe (Solomon & French 1997). Pour un individu, chacune de ces trois décisions constitue une **trajectoire sociale** particulière (Cahan et al. 2002). Pour une série de décisions données, la *fitness inclusive* peut être calculée et comparée aux mesures obtenues dans les autres séries de trajectoires sociales potentielles adoptées, ce qui permet de déterminer la stratégie sociale optimale.

Des stratégies individuelles fortement dépendantes des pressions sociales !

Pour les espèces vivant en groupe, la compréhension des trajectoires sociales et de certains traits d'histoire de vie nécessite une connaissance précise de plusieurs paramètres sociaux (organisation sociale, relation sociale dans le groupe...). En effet autant les trajectoires sociales, que les traits d'histoire de vie, sont, pour ces espèces et dans des conditions écologiques particulières, dépendants de tels paramètres (Clutton-Brock & Albon 1985).

La taille du groupe est probablement le paramètre le plus influant sur les stratégies individuelles, bien que le statut social (Clutton-Brock 1988), l'âge et le sexe des membres du groupe aient leur importance. Globalement une augmentation de la taille de groupe provoque une élévation de la compétition directe, mais également indirecte, entre les membres de celui-ci (Krause & Ruxton 2002). Cette croissance peut aussi entraîner une compétition entre individus de groupes voisins pour les ressources dites écologiques (alimentation, zone refuge...) et spéci-spécifiques (partenaire sexuel). Cette intensification dans la compétition pour les ressources amène l'apparition de stratégies individuelles (Alexander 1974) ayant comme finalité d'optimiser l'accès aux ressources (Wrangham 1980, Macdonald 1983, Sterck et al. 1997).

- Taille de groupe et succès reproducteur

Taille de groupe, inférence entre les femelles et succès reproducteur de celles-ci sont souvent corrélés (Clutton-Brock et al. 1982a, Waterman 2002, Chapitre 2.4). Cette relation est d'autant plus forte si les femelles se reproduisent par capitalisation (*capital breeder*) (Jönsson 1997).

De plus, la taille de groupe peut également influencer directement la reproduction (Silk 1983) notamment chez les carnivores, les primates et les rongeurs, par inhibition de la reproduction par et envers certains individus (Isbell 1991, Waterman 2002) ou par infanticide (Clutton-Brock et al. 1998).

- Taille de groupe et comportement de dispersion

Puisque le succès reproducteur décroît généralement avec l'augmentation de la taille de groupe, un individu qui naît dans un groupe de taille importante devrait se disperser, afin par la suite, de mieux se reproduire (Chapitre 2). Néanmoins, cette relation n'est pas toujours vérifiée car celle-ci dépend, également, de l'organisation et de la structure sociale :



(i) si la reproduction est monopolisée (complètement ou non) par une femelle dominante, cas fréquent chez les carnivores, les jeunes femelles se dispersent en réponse à une augmentation de la taille du groupe.

(ii) dans les structures matrilinéaires, *i.e.* dans les groupes où il existe une filiation maternelle entre les individus, cas fréquent chez les primates¹, ongulés et certains rongeurs, l'émigration/dispersion est peu fréquente (Hoogland 1981). En effet, la composition fermée de cette structure rend l'immigration d'individus non apparentés improbable et "oblige" les femelles qui se dispersent à former un ou des nouveau(x) groupe(s). Toutefois, la formation d'un nouveau groupe par les jeunes femelles entraîne des risques pour celles-ci (Wrangham 1980, Clutton-Brock et al. 1982b, Hoogland 1981) : risques liés aux pressions de prédation (nouveau milieu inconnu et effet dilution moins important) mais également à la compétition inter-groupes, diminuant ainsi, pour ces femelles, l'accès aux ressources. Il en résulte que la trajectoire sociale concernant le comportement de dispersion est rarement engagée chez les espèces matrilinéaires (Clutton-Brock & Albon 1985), et les rares cas observés en réponse à une augmentation de la taille de groupe se réalisent par le départ de plusieurs femelles en même temps (Hoogland 1981).

- Taille de groupe et survie

La taille du groupe peut influencer la survie des individus de façon pléiotropique et antagoniste :

(i) en l'augmentant via différents mécanismes : diminution des risques par rapport à un prédateur (Bertram 1975), taux de croissance plus important (Hastings & Testa 1998), réduction des risques parasitaires (Rubenstein & Hohmann 1989).

(ii) en la diminuant : comportements agonistiques d'individus du groupe dirigés contre d'autres membres (Silk 1983), augmentation de la détection/transmission par les prédateurs/parasites (*e.g.* chez les ongulés Hirth & McCullough 1977, Helle & Aspi 1983).

Composante sociale des traits d'histoire de vie des femelles de sanglier

C'est dans ce contexte, sur l'importance des paramètres sociaux autant au niveau de la dynamique du groupe qu'au niveau individuel dans le choix des trajectoires sociales et des stratégies biodémographiques que s'inscrit cette étude. Pour souligner cette importance, une population de sangliers (*Sus scrofa*), ongulé forestier européen, a été utilisée. Cette recherche s'articule principalement autour du comportement des femelles appartenant à cette espèce.

Pour tester l'hypothèse selon laquelle les femelles de sangliers s'assemblent entre-elles selon des règles économiques leur permettant de maximiser leur *fitness*, les trajectoires sociales et certains traits d'histoire de vie de celles-ci ont été étudiés sous un angle social.

Une brève synthèse sur les connaissances de la biologie des sangliers, non exhaustive mais nécessaire à la compréhension des moeurs sociaux a d'abord été faite, suivie d'une présentation du lieu d'études et des méthodes utilisées.

L'étude des trajectoires sociales et des traits d'histoire de vie des femelles dans un groupe a nécessité de déterminer les paramètres sociaux du groupe, c'est-à-dire la mise en évidence de l'organisation sociale (Chapitre 1.1 et 1.2), des relations sociales entre les individus et donc de la structure sociale (Chapitre 1.3), et d'apprécier le système d'appariement de cette population à travers l'examen des liens génétiques existant entre les membres du groupe (Chapitre 1.4).

La dynamique à court et à long terme du groupe a ensuite été étudiée. La pérennité du groupe social a été quantifiée à partir des différents flux d'individus. L'estimation des flux d'individus entrants et sortants dans le groupe a nécessité de déterminer les trajectoires sociales liées à la dispersion et à la reproduction des femelles (Chapitre 2.1 et 2.2). Les groupes sociaux étant pour la plupart des

¹ Voir Stokes et al. 2003, pour une relation entre la taille de groupe et la dispersion dans un système social particulier.

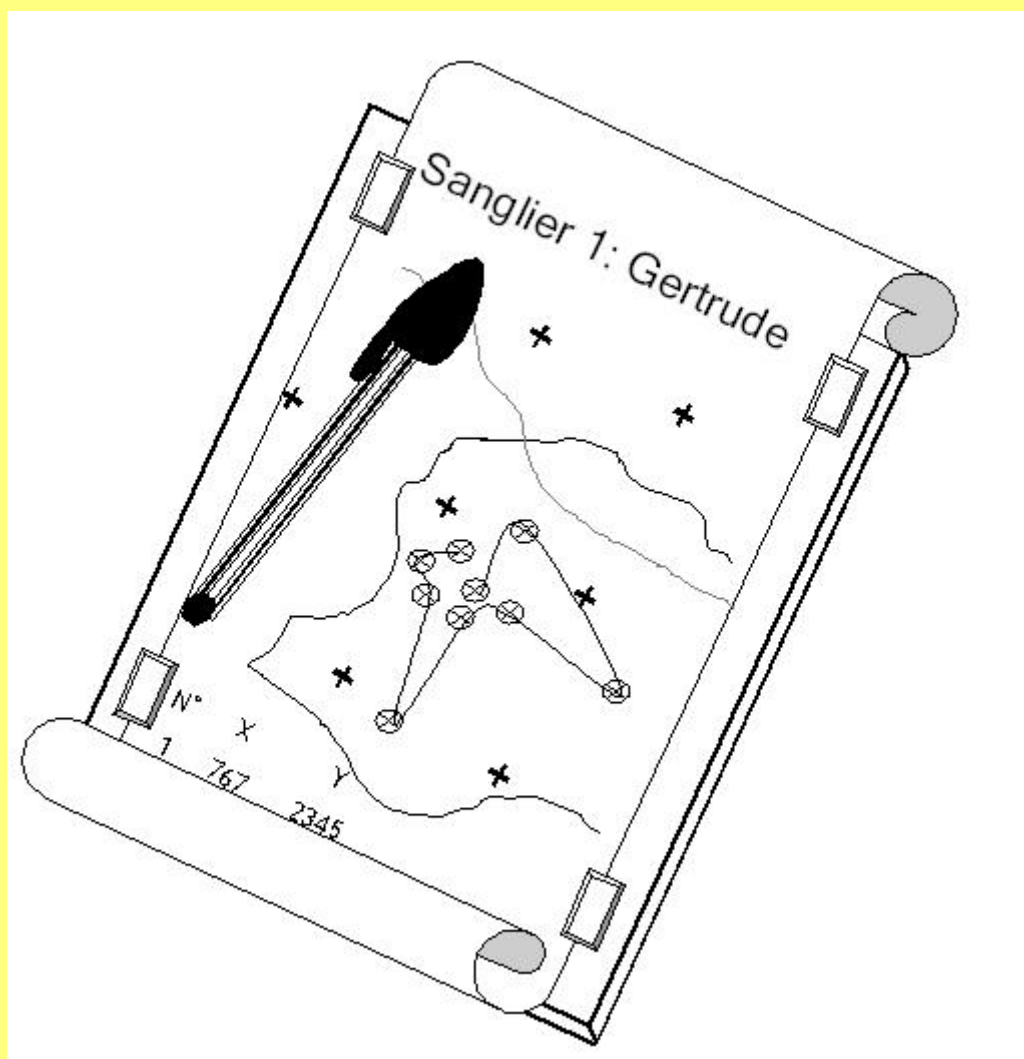


formations de femelles relativement jeunes, une partie de ce chapitre a été consacrée aux jeunes femelles de 1 an qui constituent la clé de voûte de leur pérennité ([Chapitre 2.3](#)). Plusieurs traits d'histoire de vie (âge de 1^{ère} reproduction, taille de portée, biais reproducteur, intervalle entre deux reproductions) ont ensuite été estimés, ce qui a permis de caractériser l'influence des pressions sociales à l'intérieur du groupe sur les paramètres reproducteurs des femelles ([Chapitre 2.4](#)).

Les bénéfices et les coûts qu'engendre la vie en groupe chez cette espèce, dans cette population, ont par la suite été étudiés. Pour tester l'hypothèse que les femelles s'assemblent entre-elles selon des règles économiques leur permettant de maximiser leur *fitness*, l'influence de la synchronisation des activités et plus particulièrement de la synchronisation dans les dates de parturition entre les membres du groupe a été quantifiée ([Chapitre 3.1](#)). La connaissance des trajectoires sociales et des traits d'histoire de vie liés à la reproduction des femelles a permis de mesurer l'impact d'une participation à la reproduction, tant au niveau de la *fitness* des membres du groupe ([Chapitre 3.2](#)), qu'au niveau de la *fitness* individuelle ([Chapitre 3.3](#)). La taille et la composition optimale du groupe, nécessaire à exploiter certaines ressources, ont été estimées en se focalisant essentiellement sur les ressources liées à l'occupation du milieu environnant ([Chapitre 3.4](#)).

Pour terminer cette étude et, en reprenant les connaissances et les renseignements qu'elle apporte, d'éventuels outils de gestion des populations de sanglier ont été proposés ([Chapitre 4](#)).

Matériels et méthodes...



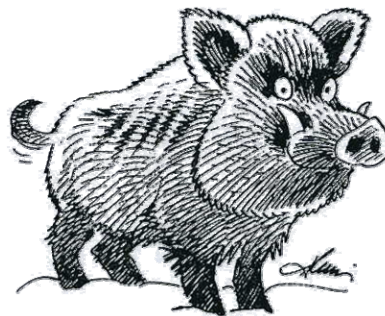


L'objectif de ce chapitre est de décrire, à travers les trois parties suivantes, le modèle biologique de cette étude, son impact écologique sur les écosystèmes, et d'exposer en grande ligne le lieu d'études et les méthodes qui serviront à tester les hypothèses. Dans les chapitres suivants, chaque partie revient en détail sur les méthodes et les analyses statistiques appliquées.

I. Biologie du sanglier, état des connaissances :

I. 1 Systématique et distribution géographique

| |
|------------------------|
| Super-ordre : Ongulés |
| Ordre : Artiodactyles |
| Sous-ordre : Suiformes |
| Famille : Suidae |
| Sous-famille : Suinae |
| Genre : <i>Sus</i> |
| Espèce : <i>scrofa</i> |



Le sanglier (*Sus scrofa*) est un Artiodactyle, de la famille des Suidae et du genre *Sus*. Cette dernière ne comprend actuellement que 8 espèces (Oliver 1995). Cependant il est probable qu'une des espèces *S. bucculentus*, qui vivait au Vietnam, ait disparu. *S. celifrons*, originaire des Philippines, et *S. salvanius*, originaire d'Inde, figurent parmi les mammifères les plus menacés (< 150 individus) au monde (Blouch 1995). Suite à la fragmentation de leur habitat, deux autres espèces, *S. verrucosus*, localisée sur l'île de Java, et *S. philipensis*, aux Philippines, sont également menacées. Inversement, *S. barbatus*, qui vit dans les îles indonésiennes et *S. celebensis*, originaire des îles de Célèbes, sont localement abondants.

S. scrofa, le sanglier eurasiatique, encore nommé le sanglier européen, est l'espèce qui possède la distribution géographique la plus signifiante et qui connaît, depuis quelques décades, une expansion géo-démographique très importante. Cette espèce comprend 17 sous-espèces (Oliver 1995) dont *Sus scrofa scrofa* (Linné 1758), qui est le matériel biologique de cette thèse¹. Le sanglier est largement répandu en Europe-Russie, en Asie et en Afrique du Nord (voir pour une carte détaillée Sjarmidi & Gerard 1988). De nouvelles populations semblent apparaître, soit à partir des processus naturels de dispersion et de colonisation, soit à partir de processus artificiels d'introduction ou de réintroduction par l'homme (Morini et al. 1995 ; Leaper et al. 1999, voir également Fernandez-Llario & Mateos-Quesada 2003 ; Vernesi et al. 2003) : au Royaume-Uni (Leaper et al. 1999, Goulding et al. 2003), en Amérique (Gipson et al. 1998, Waithman et al. 1999) et en Océanie (Anderson & Stone 1993).

¹ Dans la suite du manuscrit, la référence à *S. scrofa* (ou *S. scrofa* spp) prendra en compte l'ensemble des 17 sous-espèces et le terme sanglier fait référence à la sous-espèce *S. s. scrofa*.



I. 2 Caractères phénotypiques et catégories d'âge

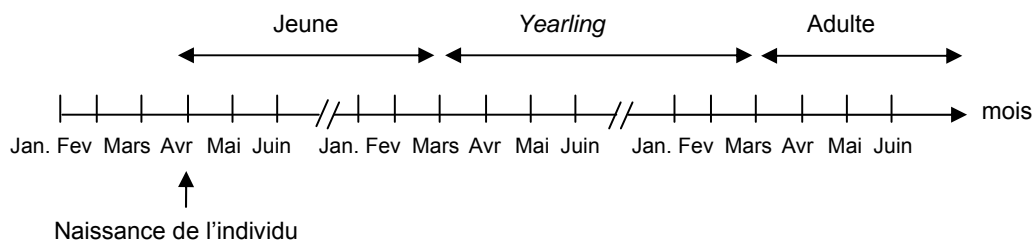
Le sanglier est un ongulé de taille moyenne présentant un fort dimorphisme sexuel (e.g. synthèse [Baubet 1998](#)) ; les plus gros mâles peuvent mesurer 2,20m et atteindre jusqu'à 300kg ([MacDonald & Frädrich 1991](#)) ; les femelles sont beaucoup plus petites, mais peuvent dépasser 130kg. Il existe, en Europe, un gradient d'Ouest en Est au niveau des variations de taille et de corpulence des sangliers.

Après une croissance linéaire durant les 6 premiers mois de vie ([Pépin et al. 1987](#), [Gaillard et al. 1992a](#)), celle-ci devient moins rapide mais se poursuit. Vers 18 mois (~45kg) le taux de croissance diffère entre les sexes ([Gallo et al. 1995](#), mais voir [Baubet 1998](#)) :

- (i) pour les femelles, le poids va alors être dépendant des trajectoires de reproduction,
- (ii) pour les mâles, la croissance est continue jusqu'à l'âge de 3 ans, où le poids atteint alors une valeur asymptotique.

Cependant les vieilles femelles et encore plus les vieux mâles sont généralement rares dans les populations étudiées, rendant difficile la connaissance de l'évolution de leur masse corporelle. Dans cette étude, principalement centrée sur les femelles, l'individu ayant la masse corporelle la plus importante pesait 108kg (âge exact : 58 mois) et les plus vieilles sont mortes à 6 ans et 9 mois.

Trois classes d'âge sont définies pour caractériser les femelles dans cette étude : les jeunes (ou marcssins), les *yearlings* et les adultes correspondant respectivement ([Dardaillon 1984](#)) à des individus de moins de 12 mois, entre 12 et 24 mois et des individus de plus de 24 mois ([Figure 1](#)).



[Figure 1](#) : Classes d'âge des femelles de sangliers. *Age-classes of female's wild boar.*

Pour les individus, le changement de structure d'âge entre l'année (t) et l'année (t + 1) s'effectue dès l'apparition de la 1^{ère} mise-bas dans le groupe où celui-ci vit à l'année (t + 1). En cas d'absence de reproduction à l'année (t + 1), le changement se fait au mois de mai (mois qui correspond à la fin des mise-bas pour les femelles adultes).

I. 3 Habitat, alimentation et rythme biologique

Le sanglier possède une forte capacité d'adaptation à différents biotopes. Il se rencontre dans les forêts d'altitude ([D'Herbomez 1985](#))¹, dans les autres écotypes montagnards ([Baubet 1998](#) ; [Rosell 1998](#), obs. perso.), dans les environnements méditerranéens (garrigue-maquis) ([Braza & Alvarez 1989](#), [Maillard 1996](#), [Rosell 1998](#)), dans les milieux humides ([Dardaillon 1984](#), [Cosandier](#)

¹ Pour l'anecdote, S. D'Herbomez fut une de mes institutrices à l'école primaire...



1998), agraires (Gérard et al. 1991), anthropisés (Gérard et al. 1992 ; Cahill et al. 2003), ainsi qu'en forêt de plaine (Douaud 1983, Vassant et al. 1992, Welander 2000).

Omnivore, à forte tendance mono-gastrique, le sanglier dispose d'un régime alimentaire adapté à chacun de ces biotopes (pour une revue Schley & Roper 2003). Les aliments d'origine végétale (racines, graminées, fruits) constituent entre 90 à 95% du régime alimentaire (Genov 1981, Maillard 1996). Vassant (1997) montre que les fruits forestiers, faines, glands et châtaignes sont les items alimentaires les plus appétant en milieu forestier, alors qu'en plaine, le maïs en lait est très apprécié... La part animale dans l'alimentation (lombric spp, arthropodes, rongeurs) semble dépendre des variabilités intra- et inter-annuelles (Maillard 1996, Baubet 1998).

Le sanglier se caractérise par un rythme nycthéméral (Mauget 1980, Cousse 1994) constitué d'une période de repos diurne et d'une période d'activité alimentaire nocturne. Des variations du budget-temps sont néanmoins constatées en fonction du sexe, de l'âge et de l'état reproducteur des individus (Cousse 1994). L'activité nocturne n'est pas clairement définie : Cousse et Janeau (1991) constatent une activité polyphasique comme chez la plupart des ongulés, alors que Boitani et al. (1994) montrent, au contraire, une activité continue durant la nuit.

I. 4 Plasticité de l'organisation sociale et spatiale

Chez *Sus scrofa*, la structure de base généralement décrite est l'**unité familiale** constituée d'une mère et des jeunes de l'année ; les mâles étant eux solitaires (Martys 1991). Des groupes peuvent se former à partir de l'agglomération (Janeau et al. 1995) d'une à six unités familiales (Mauget 1984). Autour de ces groupes multi-familiaux (également nommés *sounders* (e.g. Gabor et al. 1999)), gravitent des individus périphériques, mâles ou femelles, d'âge variable (Mauget et al. 1984).

En France, la structuration du groupe est rythmée par les saisons, en relation avec des facteurs spécifiques (principalement liée à la fonction reproductive) et anthropiques.

(i) période de parturition : la phase de parturition des femelles dans un groupe a souvent été décrite comme une période charnière (Tsarev 1991) suite à une dissociation temporaire de celui-ci. L'isolement des femelles adultes pour la mise-bas amène une instabilité sociale, se traduisant par le départ des mâles de la portée précédente (Mauget et al. 1984).

(ii) période d'élevage : deux à trois semaines après leur parturition, les femelles se regroupent pour (re)former un groupe (Mauget et al. 1984).

(iii) période de sevrage : après un élevage des jeunes en commun, arrive le sevrage qui se caractérise par une longue période de transition au cours de laquelle une alimentation solide se substitue progressivement à l'allaitement. Le sevrage semble effectif vers le 90^{ème} jour post-partum (Delcroix 1989).

(iv) période de rut : en fonction des disponibilités alimentaires présentes à l'automne (Mauget 1980, Aumaitre et al. 1982, Servanty 2003), survient la période du rut. Les comportements liés à la saison d'appariement n'ont jamais été clairement décrits (voir néanmoins Beuerle 1975), en raison probablement, des mœurs nocturnes des sangliers.



(v) période de gestation : pour les femelles qui se sont accouplées, la gestation dure environ 115 jours (Mauget 1980). Aucune donnée précise n'existe sur l'organisation sociale des groupes de sangliers pendant la gestation.

Se chevauche aux deux dernières périodes, l'activité cynégétique. Celle-ci modifie autant l'organisation sociale (perte d'individus, modification de la structure d'âge...) (Dardaillon 1984) que la distribution spatiale des groupes (Douaud 1983).

Recherchant, probablement, une quiétude maximale pour se protéger des prédateurs¹ et des dérangements d'origine anthropique, les sangliers utilisent des milieux aux végétaux "denses" (Janeau & Spitz 1984) et quasi impénétrables pour l'homme. Les disponibilités alimentaires, le confort thermique et les ressources hydriques peuvent également influencer la sélection de l'habitat (Dardaillon 1986, Abaigar et al. 1994, Maillard 1996, Caley 1997, Massei et al. 1997b, Spitz et al. 1998).

Les lieux offrant le plus d'avantages possibles sont rares et donc vivement recherchés par les groupes ou les individus solitaires. Ainsi, en fonction de la densité des populations, une sélection de l'habitat est supposée (Spitz & Janeau 1990, Massei et al. 1997b) ; sans toutefois qualifier cette espèce de territoriale. Les différents lieux qu'occupe un individu désignent le domaine vital ; terme décrit initialement par Burt (1943) comme "*that area traversed by the individual in its normal activities of food gathering, mating, and caring for young*". Les perturbations anthropiques, principalement la chasse, affectent fortement autant la taille du domaine vital (Calenge et al. 2002) que la distribution de l'individu à l'intérieur de celui-ci (obs. perso.).

Les sangliers sont, en général, décrits comme une espèce parcourant de faibles distances journalières, environ 4-5 km (Mauget 1980, Douaud 1983, Janeau & Spitz 1984, Maillard 1996) et ayant des sites de repos successifs espacés d'environ 1km (Janeau 1994, Maillard 1996, Baubet 1998). Ces deux particularités ont amené certains auteurs (Vassant et al. 1992, Maillard 1996) à qualifier cette espèce de sédentaire, autant pendant une saison que de façon annuelle. Toutefois, il est fréquent, et d'une manière générale chez *S. scrofa*, de localiser des sangliers à des distances très importantes d'une observation à l'autre (femelles : d. > 20km, mâles : d. > 105 km, e.g. Truvé & Lemel 2003, Hampton et al. 2004).

1.5 Le sanglier et son impact écologique...

S. scrofa est actuellement considéré comme le plus nuisible et envahissant des ongulés à l'échelle mondiale (Gabor & Hellgren 2000). Nuisible par son effet sur les écosystèmes terrestres et envahissant en raison de ses fortes capacités d'invasion. Cette espèce peut, entre autre :

- altérer le cycle des nutriments et les propriétés du sol (Singer et al. 1984, Vtorov 1993),
- modifier la croissance des arbres (Lacki & Lancia 1986) et la diversité spécifique florale (Hone 1995, Kotanen 1995, Welander 2000),
- aider à la dispersion de plantes invasives (e.g. Vitousek et al. 1996, Hone 2002),

¹ Comportement qui n'est plus vraiment adapté dans cette population, en raison d'une absence de prédateurs pour les adultes, et d'une prédation faible, mais existante, chez les jeunes, par les renards (*Vulpes vulpes*).



- agir en déprédateur sur la faune et la flore native (Oliver & Brisbin 1993) ou en hyperprédateur (e.g. Roemer et al. 2002),
- véhiculer des maladies (Pech & McIlroy 1990),
- dévaster des cultures céréalières ou fruitières (Dardaillon 1987, Maillard 1996)
- être un compétiteur "sérieux" pour les ongulés locaux sauvages, domestiques (Barrett 1982, Ilse & Hellgren 1995) ou sur d'autres mammifères (Focardi et al. 2000).

En France, les causes d'une telle explosion démographique sont nombreuses mais résultent en partie de son très fort pouvoir reproductif (Read & Harvey 1989), de son excellente capacité d'adaptation à différents biotopes, des pratiques cynégétiques pas toujours adaptées et de sa valeur économique non négligeable (autant mort avec la vente de la viande que vif avec l'indemnisation des dégâts).

En France, entre 1973 et 2001, le prélèvement cynégétique annuel a été multiplié par un facteur huit (Figure 2 et 3). Bien qu'il existe des variations démographiques au niveau des départements, l'évolution en hausse des populations, en 20 ans, s'est généralisée sur tout le territoire. A titre d'exemple, en 1996 la région de garrigue méditerranéenne possédait un prélèvement cynégétique correspondant au tiers du tableau national (Vassant 1996). En 2001, cette région, ainsi que celle du Nord-Est, était la plus fournie en sangliers !

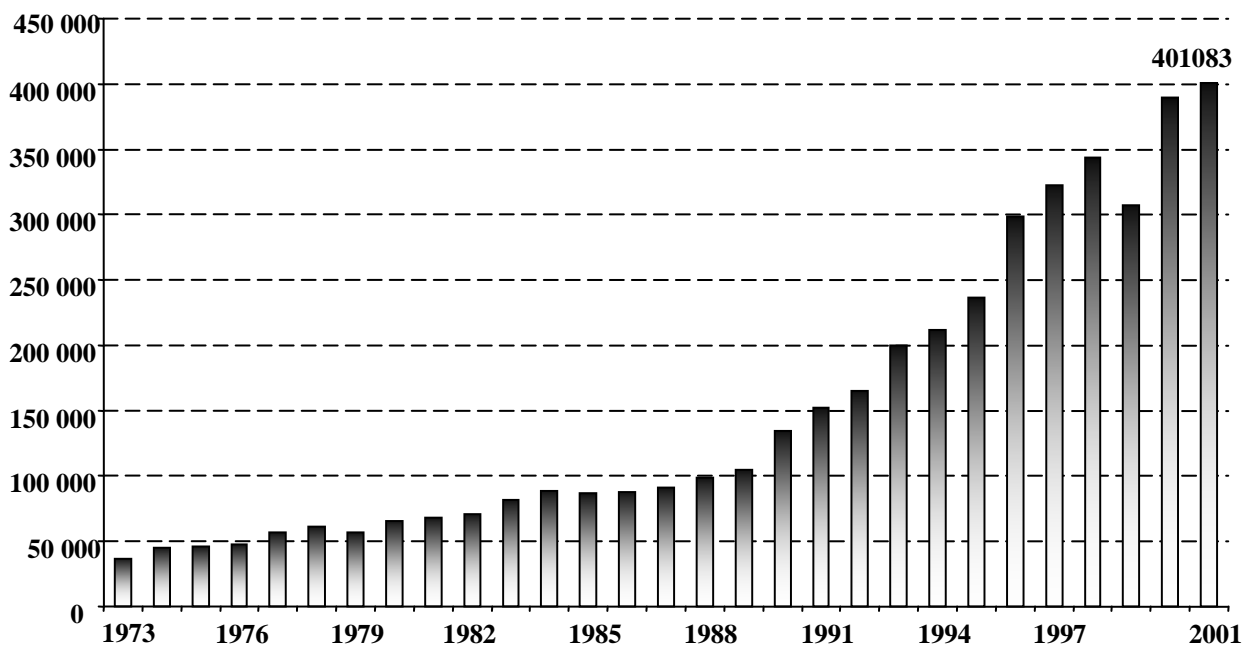


Figure 2 : Evolution des prélèvements nationaux entre 1973 et 2001. *Evolution of national's hunting bags between 1973 to 2001.* Sources : réseau de correspondants ONCFS - FDC

Que faire face à cette explosion démographique ?

Outre l'aspect expérimental et les pratiques différentielles de chasse et de gestion qui sont nécessaires pour trouver des solutions adaptées à chaque situation, des connaissances plus



approfondies sur cette espèce, autant au niveau populationnel qu'individuel, doivent être recueillies. Cette thèse s'inscrit donc dans un des programmes de l'ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage) ayant pour principal objectif d'acquérir des connaissances biologiques sur cet ongulé social.

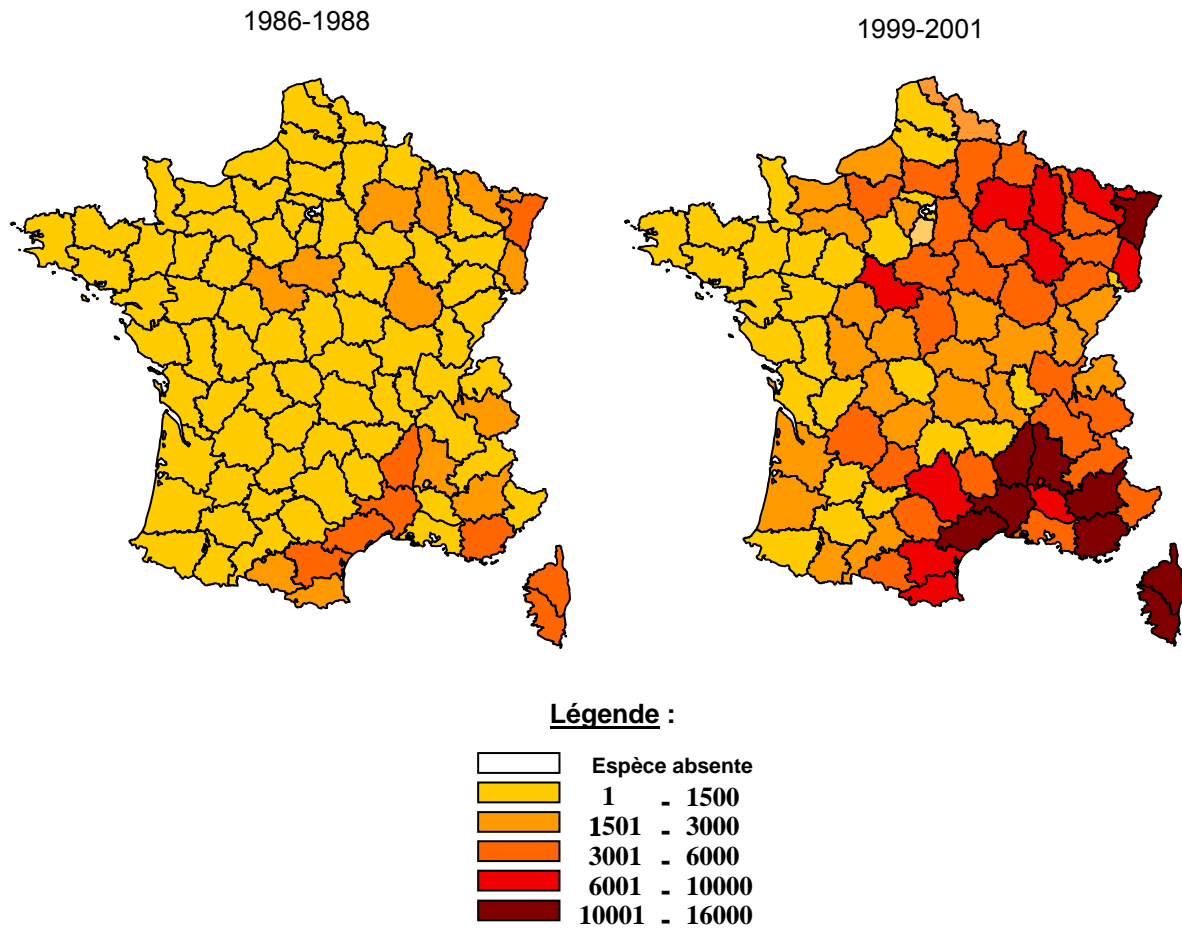


Figure 3 : Evolution des prélèvements départementaux entre 1986 et 2001. *Evolution of department's hunting bags between 1986 to 2001.* Sources : réseau de correspondants ONCFS - FDC.





II. Lieu d'études

II. 1 Site d'études

La zone d'étude, le massif forestier de Châteauvillain – Arc-en-Barrois (Haute-Marne, France, 48°02'N, 4°55'E), est située sur les bords ouest du plateau de Langres. Le massif, de 10 372 ha, est constitué au centre d'une forêt domaniale d'une superficie de 8 500 ha et, en périphérie, de plusieurs petites forêts communales. Ce massif (Figure 4), très découpé, est bordé de plaines céréalières au nord et à l'est, d'une autoroute au nord-est, par la vallée de l'Aujon au sud-ouest et par des formations boisées au sud.

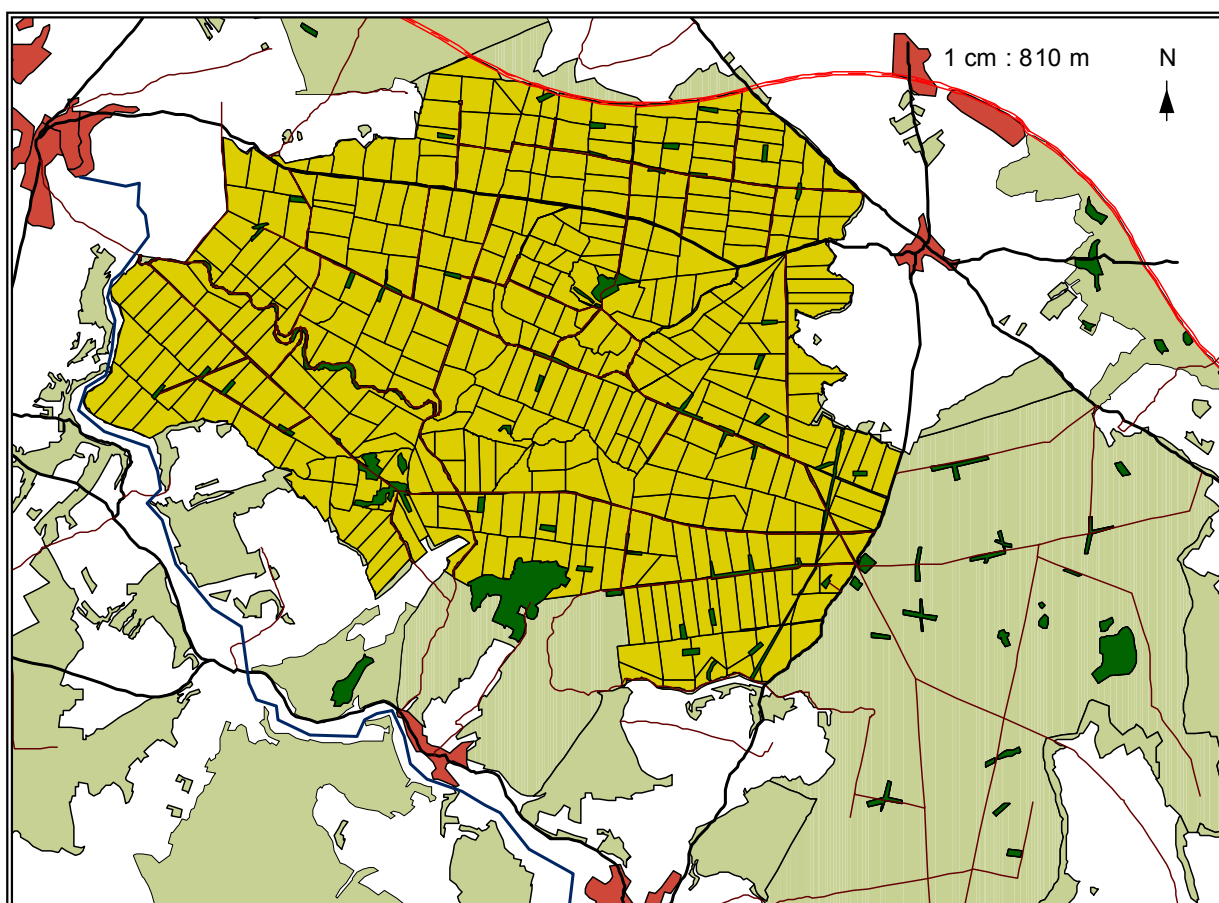


Figure 4 : Carte de la partie Est du massif forestier d'Arc-en-Barrois. En vert-jaune sont représentées les parcelles de la forêt domaniale fréquentées par les sangliers de cette étude. En bordeaux figurent les habitations, en vert les clairières, en blanc les plaines céréalières, en bleu la rivière Aujon et en vert-gris les zones forestières. *Forest beld locate in eastern of the forest of Arc-en-Barrois. Wild boars studying in this research were located in the parcels (greenish yellow). Bordeaux colour area were anthropic house, green area correspond to glade, white bleds were farming, blue was the Aujon river and greenish grey were the other forests bleds.*

L'agriculture, en périphérie du massif, est de type polyculture d'élevage avec notamment des cultures de blé, d'orge, de colza et de maïs, variables d'une année à l'autre. Le climat est de type semi-continental humide. Les précipitations annuelles sont voisines de 900 mm, et se répartissent de façon régulière tout au long de l'année. Les hivers sont plutôt rudes et longs, avec environ 70 jours de gelée



et une neige au sol pendant une quinzaine de jours. Les étés chauds ($\sim 25^{\circ}\text{C}$) sont régulièrement ponctués de perturbations orageuses. L'altitude du massif varie de 240 à 405 mètres.

Constitués d'un substrat calcaire, différents sols (sols bruns calciques plus ou moins lessivés et profonds, sols de type rendzine, lapiaz...) se sont formés. Ainsi le massif est constitué de sols médiocres à drainage rapide qui ne possèdent pas de réserves nutritives importantes et des sols de qualité favorable aux productions forestières. Hormis la rivière de l'Aujon au sud et deux mares quasi-permanentes, la forêt manque plutôt de réserves hydriques, sans toutefois constituer, pour les sangliers, une ressource limitante. Les formations végétales sont composées de futaie et de taillis sous futaie ($\sim 90\%$), avec comme principales essences : chêne, *Quercus sessiflora* (43%), hêtre, *Fagus sylvatica* (31%) et autres feuillus (26%).

Toute la forêt est divisée en parcelles (environ 15 ha) délimitées chacune par une ligne ou un chemin (Figure 4). Deux spécificités caractérisent le site d'étude d'ouest en est : une route départementale (D 107), au trafic modéré, coupe le nord de la forêt domaniale en deux et une dépression (d'environ 50 m de large sur 8 km de long) forme un vallon en plein cœur du site.

II. 2 Perturbations anthropiques du milieu forestier

La méthode de chasse pratiquée est la battue. En forêt domaniale, une seule équipe constituée d'une centaine de personnes chasse d'octobre à février (en moyenne 16 week-ends). Sept à huit zones, d'une superficie d'environ 100 ha chacune, sont chassées par week-end. En périphérie, *i.e.* dans les forêts communales et privées (Figure 4), 17 équipes chassent durant la même période. En forêt domaniale, une règle de tir (non respectée) impose de ne pas tuer des femelles de plus de 50 kg, alors qu'en forêt périphérique aucune restriction n'existe. Le prélèvement annuel en sanglier correspond en moyenne à sept individus aux 100 ha (soit au total environ 600 sangliers tués en forêt domaniale) (Figure 5).

L'effort de chasse est inégalement réparti sur le massif, avec d'une part les zones de végétation dense situées en forêt domaniale très chassée et d'autre part, en périphérie, une pression de chasse extrêmement intense, avec la totalité des 3 000 ha chassés chaque week-end. Deux autres mammifères sont régulièrement chassés, pour leur valeur cynégétique, par des tirs sélectifs, le cerf (*Cervus elaphus*) et le chevreuil (*Capreolus capreolus*). Ainsi les perturbations et les dérangements occasionnés par la chasse s'étalent pendant six mois par an (septembre-février) sur l'ensemble du massif.

Le peuplement en grands et moyens mammifères de la forêt d'Arc-en-Barrois comporte au minimum les espèces suivantes : le renard (*Vulpes vulpes*, également régulé par la chasse), le blaireau (*Meles meles*, accessoirement contrôlé de la même façon), le chat sauvage (*Felix sylvestris*), différentes espèces de mustélidés dont le putois (*Mustela putorius*), le chevreuil (densité ~ 12 ind./100ha), le cerf (densité ~ 6 ind./100ha), le daim (*Dama dama*, rare, à très rare, échappé du parc



aux daims de Châteauvillain) et le sanglier (densité ~ 13-16 ind./100ha). Les densités sont estimées d'après les tableaux de chasse.

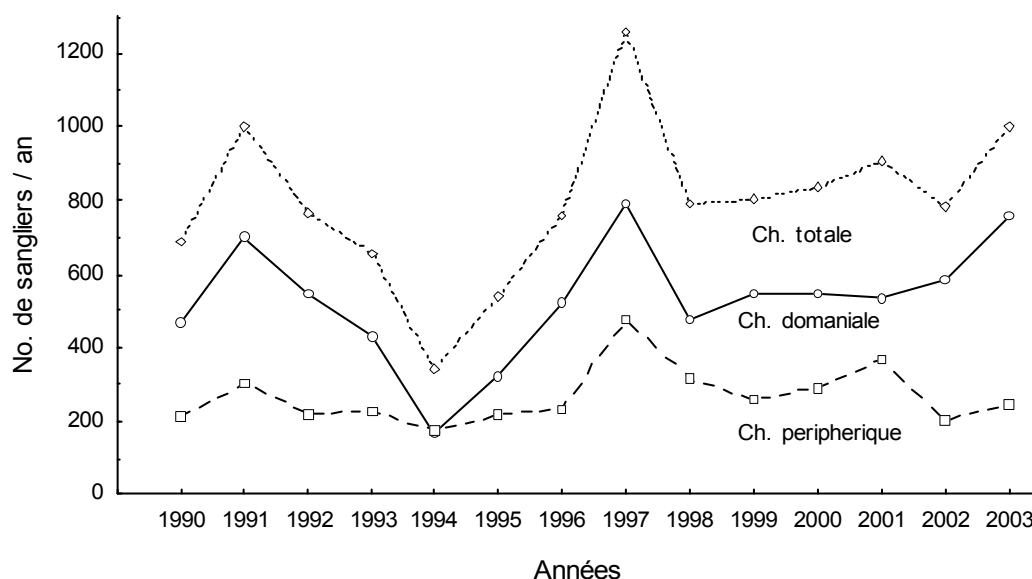


Figure 5 : Evolution du nombre de sangliers (femelles et mâles) tués chaque année entre 1990 et 2003, en forêt périphérique, domaniale et sur l'ensemble du massif. *Annual variation of the number of wild boar (female and males) killed in periphery forest, domanial forest and in the Arc-en-Barrois forest beld between 1990 to 2003.*

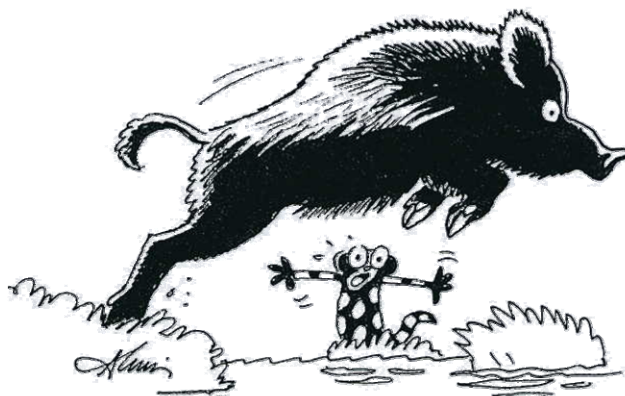
Afin de réduire les dégâts des cervidés et des sangliers, autant en milieu forestier que dans les plaines agricoles, quatre dispositifs sont appliqués par l'ONF et la fédération des chasseurs de H^{te} Marne :

(i) des engrillagements de parcelles en régénération sont mis en place (soit 1520 ha en 2002, 18% de la surface totale du massif),

(ii) des prairies pour la faune sauvage, au cœur du massif forestier (Figure 4), sont régulièrement entretenues et renouvelées pour maintenir une diversité spécifique appétitive,

(iii) un agrainage dissuasif est appliqué chaque année avec en moyenne un apport de maïs de 80 à 85 tonnes sur le massif domanial, principalement distribué en période des semis de maïs (fin avril - début mai) et en période des blés et des maïs en lait (mi-juin - début août),

(iv) des clôtures électriques linéaires sont installées, en bordure du massif forestier (longueur totale : 49 km) dans les périodes à risque pour les cultures céréalières.





III. Méthodes et variables utilisées

III. 1 Capture et marquage des sangliers

Afin d'analyser l'organisation socio-spatiale des groupes de sangliers, ainsi que certains paramètres de dynamique des populations (survie, dispersion notamment¹), la capture, le marquage, la recapture et le suivi longitudinal d'individus sont nécessaires. La capture se réalise selon deux méthodes de piégeage : capture à l'aide de pièges ou piégeage au filet tombant sur point d'agrainage. Les pièges sont de deux tailles, ce qui permet une capture différentielle : (i) des pièges hexagonaux de grande taille (16m²), type 'corral', servent à capturer des groupes entiers (Vassant & Brandt 1995) (Figure 6a et 6b), (ii) des pièges rectangulaires de petite taille (2m x 1m) utiles à la capture des groupes de marcassins ou des individus de 1 an ou plus, en faible nombre (Figure 6c). L'efficacité de ce dernier est relativement plus réduite.



Figure 6 : Différents types de piégeage : (a) piège 'corral' avec Serge Brandt distribuant du maïs ; (b) le même piège, un matin, avec des laies, des jeunes et les sas d'isolement ; (c) deux petits pièges avec, dans l'un, deux yearlings ; (d) filet tombant prêt à être déclenché. *Distinction in the mode of trapping : (a) Corral trap with Serge Brandt ; (b) the same trap, a morning, with females and their young and solitary lock ; (c) two small traps, including for one, two yearlings wild boar ; (d) a fall net.* Photo ONCFS.

¹ Hors thématique à cette étude, mais développée en parallèle par le personnel ONCFS et dans le cadre de l'étude doctorale de S.Servanty de l'Univ. Lyon I.



Les pièges sont appâtés avec une faible quantité quotidienne de maïs (~6 kg). Deux dispositifs de fermeture existent : une fermeture manuelle offrant la possibilité, à un observateur situé à une centaine de mètres, d'opérer le verrouillage au moment opportun, ou bien, une fermeture automatique déclenchée par les sangliers, suite à une "mauvaise manœuvre" de leur part. Dans le premier cas, les sangliers sont manipulés immédiatement, *i.e.* généralement au crépuscule. Dans la deuxième situation, la manipulation, suite à la capture des sangliers dans la nuit, est réalisée quelques heures après l'aube. Le filet tombant (Figure 6d), simple à appliquer, permet, en théorie, d'éviter les recaptures d'individus déjà marqués, mais nécessite un fort investissement en temps (Jullien et al. 1990a) et donc, cette méthode de piégeage est peu utilisée.

La saison de capture débute, en général, vers la mi-mars pour se terminer à la fin septembre, avec cependant peu d'effort de capture entre juillet et août en raison de l'inefficacité du piégeage (faible attractivité en raison d'une forte disponibilité alimentaire dans les plaines agricoles). Chaque année, 8 à 10 pièges sont utilisés sur la zone de capture. Les premières captures de sangliers par l'équipe de l'ONCFS ont commencé en 1983, sans interruption jusqu'en 2004. Entre 1983 et 2003, plus de 2200 sangliers ont ainsi été marqués sur le massif forestier d'Arc-en-Barrois.

Capturés, les individus sont sexés, pesés et un examen de la dentition permet de déterminer leur âge (Matschke 1967). Pour les femelles l'examen des mamelles permet de connaître leur état reproducteur. Chaque sanglier est marqué d'une paire de boucles auriculaires :

(i) de forme et de couleur différentes (une couleur par groupe multi-familial) pour les individus adultes et les *yearlings*, ce qui permet de les individualiser lors d'observations ultérieures ;

(ii) les marçassins reçoivent une marque numérotée, auriculaire, à laquelle est fixée une bande en plastique de couleur et de forme distinctes suivant le sexe, permettant de préciser l'appartenance au groupe.

Pour les rares individus capturés dont la masse corporelle est imposante (>80 kg), une anesthésie (Zolétil® 100) peut être réalisée.

Entre 1990 à 2001, 74 femelles ont été équipées d'un collier émetteur. L'émetteur est fixé à un collier extensible placé autour du cou de l'animal (Jullien et al. 1990b). Le poids du collier émetteur, par rapport au poids de l'individu, est assez faible (1,4 %, min-max : 0,7-3,1%). Un individu est ainsi suivi, en moyenne, pendant 374 jours (min-max : 80-1341 jours). Les femelles ainsi équipées appartiennent à 17 groupes multi-familiaux bien distincts (voir Figure 13), et en moyenne cinq d'entre-elles (min-max : 1-11) sont suivies par unité (pas forcément sur les mêmes périodes) (Chapitre 1).

Les variations de durée dans le suivi des femelles à collier résultent de trois causes : mort de l'animal, perte du collier ou panne de celui-ci.

III.2 Suivi des sangliers marqués

Les informations sur les individus marqués sont collectées par cinq méthodes : la recapture dans les pièges, le tableau de chasse, le suivi télémétrique, les observations visuelles directes et indirectes.



Recapture au piégeage : La reprise d'un individu dans les pièges permet de connaître son nouveau poids et son état reproducteur, ce qui facilite le suivi dynamique de l'évolution de ces deux variables (paramètres utilisés pour tester les hypothèses dans les [chapitres 2 et 3](#)). Un individu recapturé avec des animaux jamais attrapés apporte des informations sur l'"entourage" de celui-ci (à condition que l'hypothèse : *des individus capturés ensemble vivent ensemble*, soit vérifiée, [Chapitre 1](#), [Poteau et al. en prep.](#)).

L'analyse du tableau de chasse : Outre l'information de la mort de l'individu, il est possible de connaître son poids à ce moment là (plein ou éviscéré les deux mesures sont fortement corrélées, [Brandt, comm. perso](#)), son lieu de mort (paramètre qui permet de mesurer la dispersion) et d'effectuer des analyses plus spécifiques. Ainsi les informations recueillies renseignent :

- (i) sur la structure de la population en âge, en sexe et son évolution inter-annuelle,
- (ii) à partir de l'examen des mamelles, sur la proportion de femelles *yearlings* qui se sont reproduites (cette mesure ne permet pas en revanche de connaître la taille des portées, pour diverses raisons qui seront développées par la suite) (la proportion de femelles *yearlings* qui se sont reproduites est utilisée à de nombreuses reprises dans les [chapitres 2 et 3](#)),
- (iii) à partir de l'examen du tractus génital sur l'état reproducteur des femelles ([Mauget 1980](#)) au moment de leur mort (cyclique ou non, présence de fœtus, date de reproduction) (paramètre utilisé pour tester les hypothèses dans le [chapitre 3](#))
- (iv) à partir du prélèvement d'échantillons de tissus pour certains individus, sur la structure génique de la population et sur les liens de parentés entre les individus (paramètre étudié dans la [partie 1.4](#)).

Suivi télémétrique : Les individus équipés d'un collier émetteur sont localisés environ 3 fois par semaine en utilisant la technique de radio-goniométrie (décrite en détail par [Kenward 1987](#) et pour des études sur le sanglier [Janeau 1994](#) et [Maillard 1996](#)), dont le principe est le suivant : le collier émetteur, placé au cou des sangliers, émet des ondes radio à impulsion, de fréquence connue. La réception de ces ondes est assurée au moyen d'un récepteur connecté à une antenne. Le rôle de cette antenne est d'amplifier le signal pour le rendre perceptible sous différentes formes (bip, variation numérique...). L'orientation de l'antenne modifie la perception du signal. La perception maximale du signal, obtenue par une orientation unique de l'antenne, indique la direction de l'animal, avec cependant une erreur angulaire. L'estimation de la direction de l'animal ne permet pas de le localiser, car les informations concernant la distance par rapport à l'antenne ne sont pas connues¹. Ainsi il est nécessaire d'effectuer au moins deux autres mesures de direction (avec un angle entre celles-ci proche de 90°), à deux autres endroits. Le recoupement de ces trois directions, associées à leurs erreurs angulaires, permet de déterminer la localisation de l'animal.

La précision des localisations dépend de l'objectif fixé : une précision fine (erreur d'une dizaine de mètres) est réalisée pour savoir si deux individus sont ensemble ou pour effectuer des observations visuelles, et des précisions moindres (erreur de 0,5 à 1 ha) sont réalisées pour savoir dans quelles parcelles et où, dans celles-ci, les individus se répartissent. Pour les précisions fines, des antennes à deux ou à quatre éléments, maniables dans les différents habitats, sont utilisées et pour les précisions plus grossières, une antenne à sept éléments installée sur le toit d'un véhicule, est employée. Ce dernier dispositif permet de localiser les sangliers à partir des chemins forestiers qui entourent les parcelles. Les localisations ont toujours lieu de jour, entre 9h et 17h, afin de s'assurer que l'animal n'est pas en période d'activité, mais au repos (bien qu'en hiver, il ait été remarqué, à plusieurs reprises, des déplacements plus ou moins

¹ En réalité, l'intensité du signal perçu indique également la distance avec l'émetteur, mais l'estimation de celle-ci est peu précise et donc jamais utilisée sauf pour aller "au contact" des animaux.



importants (quelques centaines de mètres) des femelles) (voir également [Mauget 1980](#), [Cousse 1994](#)). Chaque localisation est inscrite sur papier et reportée sur une carte SIG (Système d'Information Géographique) du massif, implémentée par le logiciel Arcview 3.2 (Esri). La localisation des individus permet d'apprécier leur domaine vital, l'évolution de celui-ci au cours des saisons, voir sur différentes années et le chevauchement des domaines vitaux entre plusieurs individus ([partie 3.4](#)).

Observation visuelle directe et indirecte : Entre 1990 à 2002, les femelles et les groupes auxquels elles appartiennent, sont observés, en moyenne, une fois tous les quinze jours (pour des précisions voir [Chapitre 1.2](#)). A partir de 2003, suite à une nouvelle orientation des objectifs de l'ONCFS, les groupes sont observés irrégulièrement, et en moyenne une fois tous les mois. Ainsi, seuls les groupes suivis entre 1990 et 2002 sont analysés dans cette étude, et les nouveaux groupes de l'année 2003 ne sont pas pris en compte.

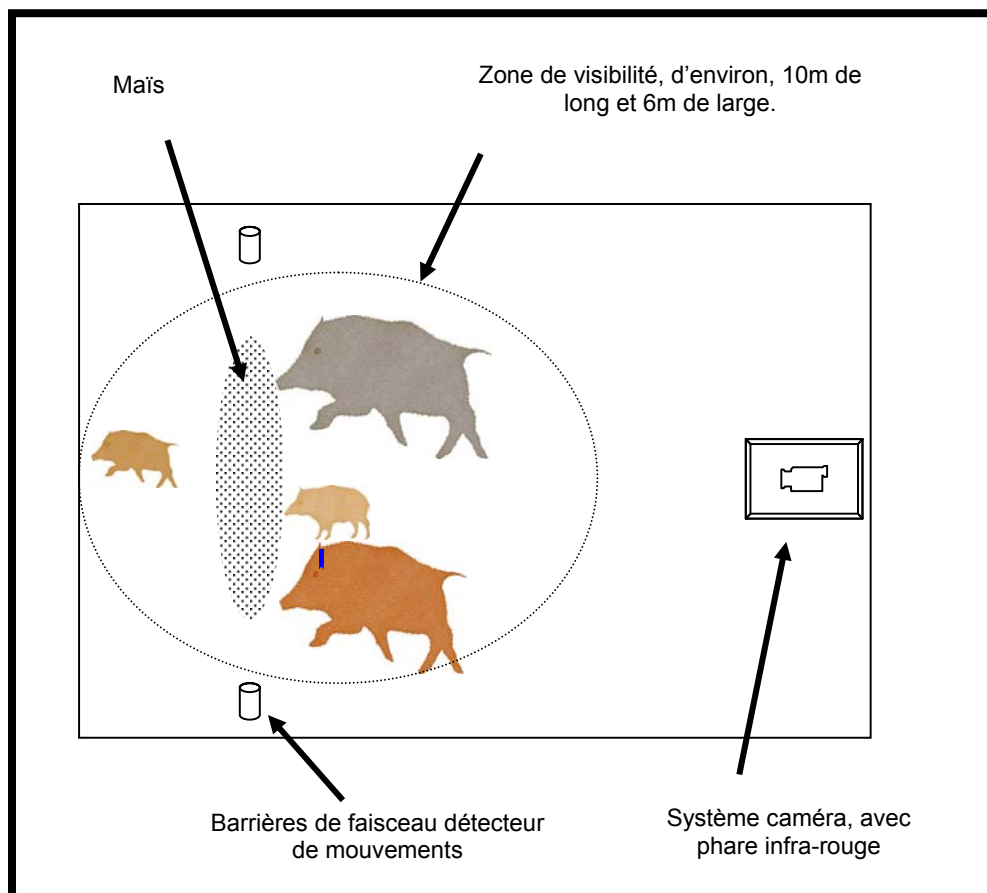


Figure 7 : Dispositif de vidéo-surveillance pour filmer les sangliers de nuit. Video-supervision system for observed wild boar in the night.

Suite à une localisation précise des individus à collier émetteur, le groupe est observé par une méthode d'échantillonnage *ad libitum* ([Altmann 1974](#)), ce qui signifie qu'au moment du contact visuel le maximum d'informations est recueilli sans se focaliser sur certains individus ou sur certains comportements. Un effort particulier est fait pour connaître le nombre de sangliers par classe d'âge, le sexe des individus et pour les femelles, *yearlings* et adultes, leur identité (obtenue via les marques auriculaires). Si la durée de l'observation le permet, toutes les autres informations (comportements sociaux, reproducteur, alimentaire...) sont notées.



De 1999 à fin 2001, un système de vidéosurveillance ([Figure 7](#)) sur place d'agrainage est installé, en limite de parcelles fourrées, au centre de la forêt domaniale. Ce lieu est équipé d'une caméra, d'un phare infra-rouge, d'un double faisceau détecteur de mouvements, d'une zone d'alimentation (agrainage de maïs) et d'une armoire contenant tout le dispositif nécessaire au bon fonctionnement du système (batterie, absorbeur d'humidité...). L'agrainage en maïs a lieu tous les jours.

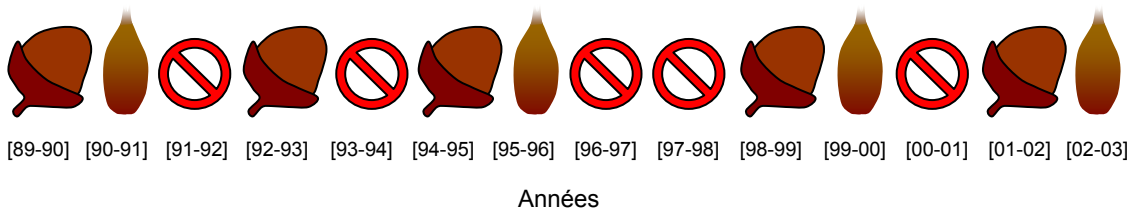
Dès qu'un animal, de jour comme de nuit, coupe simultanément les deux faisceaux, la caméra se met en marche et fonctionne durant deux minutes. La zone filmée correspond approximativement à un rectangle de dix mètres de long sur six mètres de large. L'observation ultérieure de la bande vidéo permet alors d'identifier les individus venus s'alimenter (dans le cas d'individus marqués), de décrire les groupes, et d'effectuer un relevé de certains comportements (sociaux, sexuels et alimentaires notamment). Pour des raisons logistique et financière, ce système de vidéosurveillance n'a pas été conservé à partir de 2002.

Cet outil permet de mesurer les relations sociales entre les individus au moment de l'alimentation, et permet d'estimer une éventuelle dominance de certains individus dans le groupe ([partie 1.3 et chapitre 3](#)).

III. 3 Variables utilisées

Disponibilité alimentaire.

La forêt domaniale étant principalement composée de chênes et de hêtres, chaque année est caractérisée soit par une absence de production forestière, soit par une fructification de ces deux essences forestières. Depuis 1983, aucune fructification importante et simultanée de glands et de faines n'est constatée, et donc la production forestière annuelle est soit une glandée soit une fainée. En me basant sur les travaux de Servanty ([2003](#)), chaque année est caractérisée par une catégorie de fructification forestière (absence, fainée ou glandée) ([Figure 8](#)).



[Figure 8](#) : Variation des ressources alimentaires présentes sur le massif d'Arc-en-Barrois entre l'automne 1989 et le printemps 2003. correspond aux 🚫 années d'absence de fructifications forestières, 🌰 aux années avec une fainée et 🌰 aux années caractérisées par une glandée. *Interannual variations of forest productivity between autumn 1989 to spring 2003: 🚫 corresponds to lack of food, 🌰 to years with beechnut and 🌰 black lines to years with acorn.*

En revanche, contrairement à cet auteur, aucune distinction n'est faite entre une glandée moyenne ou une glandée importante. Puisque les fructifications forestières se produisent à l'automne d'une année et se poursuivent jusqu'au printemps/été de l'année suivante, chacune est symbolisée par deux années, comme le montre la [figure 8](#).

Dans la suite du manuscrit, les interactions entre les disponibilités alimentaires, entre deux années successives, ne peuvent être testées, car toutes les combinaisons entre les trois modalités ([Figure 8](#)) n'existent pas au sein de l'intervalle de temps caractérisant cette étude.



Reproduction.

Les femelles de sanglier possèdent le plus fort taux de productivité chez les ongulés (Read & Harvey 1989, Carranza 1996) avec une taille de portée variable de 2 à 8 pour les femelles de cette étude. D'un point de vue physiologique, il est intéressant de souligner que l'activité ovarienne est saisonnière, avec notamment une période d'œstrus s'étalant de fin mai à fin octobre (couramment nommée œstrus d'été) (Mauget 1982). L'état de repos ovarien est conditionné par au moins deux facteurs : la photopériode qui provoque l'arrêt de l'activité sexuelle et les facteurs trophiques qui amènent une reprise des cycles ovariens (Mauget 1980). La périodicité des cycles œstriens est de 21 jours (Henry 1968).

Pour les sangliers (comme chez la plupart des mammifères (Sadleir 1969)), l'âge et le poids sont parmi les paramètres qui influencent le plus l'investissement reproducteur des femelles (Mauget 1980). La maturité sexuelle de celles-ci semble dépendre de la population étudiée et varie entre 8 à 24 mois (Mauget 1980, Aumaitre et al. 1982, voir également Mauget et al. 1984). Dans la population forestière d'Arc-en-Barrois, parmi les femelles étudiées par la suite, cinq ont eu leurs premiers jeunes, 12 mois après leur naissance, i.e. qu'elles se sont accouplées à 8,5 mois. La flexibilité dans les dates d'entrée en première reproduction dépend principalement des facteurs trophiques (Mauget 1980, Aumaitre et al. 1982) qui influencent directement le poids des femelles (Chapitre 2.4 et 3.3).

Pour caractériser la reproduction des femelles, le terme d'événement reproducteur est employé dans ce manuscrit. Ce terme signifie qu'une femelle s'accouple avec un (ou plusieurs) mâle(s), s'en suit alors une phase de gestation pendant environ 115 jours, une mise bas et enfin un élevage des jeunes sur une période plus ou moins variable avant le sevrage. Pour déterminer si une femelle *yearling* ou adulte a un événement reproducteur à une année donnée, différentes observations sont utilisées de façon complémentaire (si c'est possible) (Tableau 1). Ainsi une femelle est soit catégorisée comme reproductrice soit comme non-reproductrice (Tableau 1).

Pour les femelles reproductrices il est possible, dans certaines situations, de connaître leur date de parturition et leur taille de portée. La date de parturition peut être estimée de trois façons différentes :

(i) si la femelle est vue dans son chaudron de mise-bas et que celui-ci comporte des jeunes, la date de parturition est récente (< à quelques jours)

(ii) en fonction des déplacements spatiaux réduits de la femelle (Chapitre 3.4) pendant une quinzaine de jours et, si peu de temps après, elle est vue avec des jeunes de petite taille ayant des difficultés à se déplacer. La date de parturition peut alors être estimée avec une précision de quelques jours.

(iii) à partir d'un décompte du poids des jeunes de la femelle. Dans ce dernier cas, un poids moyen des jeunes, à leur première capture, est calculé. Comme le taux de croissance des jeunes est linéaire (Pépin et al. 1987, Gaillard et al. 1992a), il est alors possible d'estimer la date de mise-bas. Le taux de croissance utilisé est de 115 g/j, ce qui correspond au taux de croissance moyen (variation inter-annuelle) calculé dans l'étude de Gaillard et al. (1992) pour cette population. La date de parturition est estimée avec une exactitude de quelques jours.

Ces trois estimations de la date de parturition n'ont pas la même précision et, donc, un intervalle de plus ou moins une semaine est appliqué (Chapitre 2.3 et 3.1).



Tableau 1 : Variables utilisées permettant de catégoriser une femelle de Reproductive ou de Non-Reproductive.

| Condition | Femelles | |
|-----------|---|---|
| | Reproductive | Non-Reproductive |
| 1 | observée seule à plusieurs reprises avec des jeunes au printemps ou en début d'été | jamais observée avec des jeunes |
| 2 | capturée avec des mamelles pleines | capturée à plusieurs reprises durant la saison avec des mamelles vides |
| 3 | observée plusieurs fois avec d'autres femelles (reproductive ou non-reproductive, mais où le statut reproducteur de chacune et la taille de portée sont connus) et des jeunes dont leur nombre est supérieur à celui calculé à partir des tailles de portée des autres femelles | observée plusieurs fois avec d'autres femelles (reproductive ou non-reproductive, mais où le statut reproducteur de chacune et la taille de portée, sont connus) et des jeunes dont leur nombre correspond à celui calculé à partir des tailles de portée des autres femelles |
| 4 | observée directement dans son chaudron (<i>i.e.</i> nid) de mise-bas et que celui-ci comporte des jeunes | |

La taille de portée est plus délicate à estimer avec précision, car il n'est pas toujours évident d'attribuer un jeune à une mère si celle-ci vit avec d'autres femelles. Dans ce dernier cas, l'ensemble des informations (poids des jeunes, nombre de jeunes total, âge de la mère, nombre de jeunes par femelle reproductive, nombre de mamelles lactantes, nombre d'observations mère-jeunes...) obtenu au chaudron de mise-bas, au moment de la capture et pendant les différentes observations, est utilisé. Les liens de parenté entre les mères et les jeunes, estimés à partir des analyses génétiques, permettent également d'améliorer la précision.

III. 4 Traitements et analyses des données

La description est ici sommaire car les analyses statistiques effectuées dans chaque partie sont longuement développées dans chacune d'elles. Les analyses statistiques sont implémentées sous Stastica 6.1 et sous StatXact 3.1 pour tous les tests non-paramétriques (appariés ou non) et pour les tests de permutation (appariés ou non) (Mundry & Fischer 1998, Deutsch et al. 2001). Pour les tests de comparaison multiple, la méthode de Bonferroni est appliquée (BNS signifie que le test de Bonferroni n'est pas significatif, et BS qu'il l'est). Si les données répondent au critère d'homoscédasticité et suivent une distribution normale (test de Kolmogorov-Smirnov), si besoin après une transformation de type $\text{Log}_e(x)$, $\text{Log}_e(x+1)$ ou $\arcsin(\sqrt{x})$, différentes analyses paramétriques sont réalisées. Sauf indication contraire, tous les tests appliqués sont bilatéraux et le seuil de significativité fixé à 0,05. Les moyennes sont représentées avec l'intervalle de confiance à 95% et les médianes avec le 1^{er} et 3^{ème} quartiles.

Chapitre I

Organisation et structure sociales...





Chez les espèces sociales, l'influence des traits d'histoire de vie sur l'organisation et la structure sociales des groupes est particulièrement importante pour comprendre leurs évolutions (Aviles 1999). Chez ces animaux, chaque groupe social possède une structure et un fonctionnement qui lui est propre, formant ainsi des populations subdivisées et structurées. Il s'en suit que les mécanismes comportementaux mis en place aussi bien à l'intérieur qu'entre les groupes régulent en grande partie les processus démographiques des populations (Clutton-Brock & Albon 1985).

Chez les individus sociaux, la taille du groupe peut être interprétée comme le résultat d'un compromis entre les bénéfices de la coopération et les coûts liés à la compétition locale (Alexander 1974). La différence entre les bénéfices et les coûts varie en fonction de la taille du groupe et détermine la *fitness* individuelle. Celle-ci est maximale pour une taille de groupe optimale (Sibly 1983, Cadre 1). Toutefois la compétition intra-groupe, et donc par inférence la *fitness* des individus, étant directement dépendante de la composition des individus qui le constitue, la taille du groupe fluctue également avec la composition en sexe et en âge de ses individus (Krause & Ruxton 2002). A une taille de groupe optimale est associée une composition de groupe optimale (Ranta et al. 1993). Taille et composition du groupe fluctuent avec les événements démographiques qui s'y produisent (naissance, mort, migration) et en fonction des contraintes environnementales (van Schaik & van Hooft 1983). Ainsi le groupe est une entité dynamique qui croît, se sépare, s'aggrave et peut éventuellement disparaître. Pour ces raisons, et étant donné que la composition en sexe et en âge des individus du groupe détermine l'organisation sociale, un intérêt particulier au concept de philopatrie, qui employé dans son sens social désigne la fidélité au groupe natal, se révèle d'une grande importance. Une asymétrie de dispersion, dépendant du sexe, peut alors apparaître dans les groupes.

Chez les mammifères, et plus généralement chez les ongulés, une asymétrie de dispersion est présente, avec des femelles philopatriques et des mâles qui se dispersent (Greenwood 1980 ; Dobson 1982). Elle conduit les femelles à vivre et à se reproduire dans leur groupe natal, formant ainsi des structures dites matrilineaires. Dans ces structures, l'âge et les caractères phénotypiques des femelles orientent alors le sens des contacts (toilettes, agonistiques...). L'intensité dans les relations socio-spatiales varie entre les femelles du groupe et des interactions de type dominant/subordonné peuvent alors émerger. Par conséquent, l'accès aux ressources, alimentaires et en partenaire sexuel notamment, peut ne pas être unanimement réparti entre les femelles, et ce malgré les relations génétiques les unissant, entraînant ainsi l'émergence de stratégies reproductrices individuelle ou collective.

L'objectif de ce chapitre a été de déterminer les paramètres sociaux des groupes de sanglier appartenant à cette population forestière ce qui a permis, ensuite, de caractériser le système social. Après avoir mis en évidence l'organisation sociale des groupes en quantifiant leurs paramètres démographiques (Chapitre 1.1 et 1.2), l'étude s'est focalisée sur les interactions socio-spatiales entre les individus (Chapitre 1.3). Une fois la structure sociale décrite, la recherche s'est orientée vers l'examen des liens génétiques existant entre les membres du groupe (Chapitre 1.4), permettant ainsi d'apprécier le système d'appariement des individus de cette population.



Les objectifs des deux prochaines parties ont été de décrire l'organisation sociale des groupes de sangliers, à partir de l'investigation de leur taille et de leur composition. L'analyse faite dans un premier temps peut s'assimiler à ce qu'observerait un promeneur "tombant nez à nez" avec un (ou des) sanglier(s). Ainsi chaque observation constitue une donnée indépendante de la suivante. Dans un deuxième temps, l'analyse peut s'assimiler à des scientifiques qui observent de façon régulière les mêmes groupes de sangliers. Dans ce dernier cas, le suivi des groupes est dynamique, et l'ensemble des observations qui caractérise un même groupe est dépendant les uns par rapport aux autres. Afin d'éviter toute ambiguïté dans les termes utilisés dans la suite du manuscrit, le mot "rassemblement" fait référence à l'entité constatée pendant l'observation. Ainsi les rassemblements sont indépendants les uns des autres et aucune information n'est connue sur les liens unissant les individus de cette entité. Les rassemblements de sangliers ont été décrits dans la première partie. Dans la seconde partie, le terme "rassemblement" n'est plus approprié et a été remplacé par le mot "groupe", notion initialement définie en introduction.

I. Taille et composition des rassemblements

Chez les Suidés, Martys (1991) souligne que la taille des rassemblements est généralement inférieure à 20, excepté chez les espèces de la famille des *Tayassuidae* avec des rassemblements de 2 à 53 pour le pécarí à collier (Judas 1999) et de 50 à 200 pour le pécarí à lèvres blanches (Kiltie & Terborgh 1983)¹. Comme chez les autres ongulés, la taille des rassemblements dépend de la structure de l'habitat, un habitat ouvert étant plus propice aux grands rassemblements qu'un habitat fermé (e.g. Jarman 1974 pour les antilopes africaines, Kiltie & Terborgh 1983 pour les pécaris). Ce constat, qui apparaît aussi bien au niveau inter-populationnel qu'au niveau inter-spécifique, s'explique généralement par deux facteurs :

- une utilisation distincte des ressources alimentaires,
- des stratégies différentielles par rapport aux pressions de prédation.

Chez *S. scrofa*, Maugé et al. (1984) soulignent que cette règle semble respectée, avec des tailles de rassemblement qui varient d'une étude à l'autre en fonction de l'habitat exploité par les animaux. L'amplitude de taille décrite dans la littérature est de 2 à ~23 individus (min. 2 à 8 et max. 2 à 40 individus), avec un nombre moyen d'individus proche de 4 (min. 3 et max. 8) mais variable mensuellement (Barrett 1978, Maugé 1980, Santiapillai & Chambers 1980, Douaud 1983, Dardaillon 1988, Braza & Alvarez 1989, Tsarev 1991, Fernandez-Llario et al. 1996, Gabor et al. 1999). Outre les études de Maugé (1980) et de Tsarev (1991) qui réalisent un suivi de groupes en milieu semi-naturel (respectivement : réserve de Chizé, France, réserve de Na Vorskla, Russie), toutes les autres mesures de taille de rassemblement sont établies par contact visuel à un instant et un lieu précis.

La super-famille des suidés se caractérise par tous les grands types d'organisation sociale observés chez les ongulés : (i) des groupes mixtes chez les *Tayassuidae*, (ii) des organisations plus ou moins matrilineaires chez les genres *Sus* et *Phacochoerus* et (iii) des formations monogames dans les genres *Potamochoerus*, *Hylochoerus* et *Babyrousa* (Martys 1991). Toutefois, des variations dans

¹ La troisième espèce de pécarí, le pécarí du grand Chaco découvert en 1975, est peu connue.



l'organisation sociale peuvent apparaître en réponse aux contraintes environnementales (Braza & Alvarez 1989, Martys 1991).

Chez *S. scrofa*, l'organisation de base généralement décrite est l'unité familiale (une mère et les jeunes de sa portée), et chaque groupe peut se former à partir de l'agglomération (Janeau et al. 1995) d'une à six unités familiales (Mauget et al. 1984). Autour de ces groupes multi-familiaux, nommés également noyau (Mauget 1980), gravitent des individus périphériques, mâles ou femelles, d'âges variables (Mauget et al. 1984). Bien qu'il existe des affinités plus ou moins fortes entre les femelles du noyau (Mauget 1980, Dardaillon 1988, Delcroix 1989, Boitani 1994), leur généalogie est généralement inconnue ou spéculative (Gabor et al. 1999). A l'instar des méthodes d'échantillonnages utilisées pour caractériser la taille de rassemblement, contact visuel à un instant et un lieu précis ou suivi de groupe via des animaux marqués, les descriptions faites de l'organisation sociale varient d'une étude à l'autre (Barrett 1978, Mauget 1980, Santiapillai & Chambers 1980, Graves 1984, Dardaillon 1988, Braza & Alvarez 1989, Fernandez-Llario et al. 1996).

Cette partie a un double but : décrire la taille et la composition des rassemblements et étudier comment ces deux paramètres fluctuent au cours de l'année.

En relation avec les facteurs biologiques et anthropiques, la taille et la composition des rassemblements, dans cette population, devraient évoluer au cours des saisons.

- La taille des rassemblements devrait être importante durant la période de chasse¹, la saison d'appariement (arrivée de mâle(s) dans les rassemblements), ainsi que pendant la phase d'élevage des jeunes (agglomération des unités familiales) (**prédictions 1a, 1b et 1c**). En revanche, la période de parturition, souvent liée à un isolement des femelles chez les ongulés (*Sus scrofa*, Gundlach 1968, *Cervus elaphus* Clutton-Brock & Guinness 1975, *Odocoileus virginianus* Schwede et al. 1993), et au départ des jeunes (mâles principalement) de la portée précédente, devrait occasionner une réduction de la taille des rassemblements (**prédiction 1d**).

- La composition des rassemblements devrait être peu modifiée au cours de l'année, exceptée pendant la saison d'appariement (**prédiction 2a**) avec l'arrivée des mâles, ainsi que pendant la période de parturition (**prédiction 2b**).

Tableau 2 : Récapitulatif des prédictions testées sur la taille et la composition des rassemblements.

| Prédictions | |
|-----------------------------------|--|
| La taille des rassemblements | 1a augmente durant la période de chasse |
| | 1b augmente durant la saison d'appariement |
| | 1c augmente durant l'élevage des jeunes |
| | 1d diminue durant la période de parturition |
| La composition des rassemblements | 2a se modifie pendant la saison d'appariement |
| | 2b se modifie pendant la période de parturition |

¹ La période de chasse occasionne un dérangement et un stress pouvant être assimilée à une très forte pression de prédation.



I. 1 METHODES

L'analyse de la taille, de la composition en âge et en sexe caractérisant chaque observation, est réalisée à différents niveaux : du rassemblement à l'individu. Cette dichotomie est présente aussi bien pour l'analyse en elle-même qu'au travers du raisonnement appliqué à l'analyse.

Taille des rassemblements. Entre 1990 à 2001, chaque contact visuel avec une ou plusieurs femelle(s) possédant un collier émetteur constitue une observation. Pour chacune des 683 observations¹, les informations suivantes sont notées : (i) nombre d'individus, (ii) âge des individus (3 classes, [Figure 1](#)) et sexe des individus adultes et *yearlings*.

Quatre paramètres démographiques sont quantifiés pour décrire la taille des rassemblements :

- le nombre de femelles *yearlings*,
- le nombre de femelles adultes,
- le nombre total de femelles (somme des deux premiers paramètres) et
- le nombre total d'individus du rassemblement.

Deux méthodes d'estimation des paramètres démographiques sont appliquées : l'une par des statistiques descriptives, l'autre centrée sur l'individu en utilisant l'index de Jarman ([Jarman 1974](#), [Gross et al. 1995](#), [Lingle 2003](#)).

$$\text{Index de Jarman} : \sum_{i=1}^N g_i^2 / \sum_{i=1}^N g_i \quad \text{avec } g_i = \text{nombre d'individus du } i^{\text{ème}} \text{ rassemblement}$$

N = nombre d'observations

L'index de Jarman (*typical group size* ou *animal centered group size*) est la meilleure estimation car elle se base sur l'individu et non sur le rassemblement *per se*. Imaginons, par exemple, 99 individus dans un rassemblement et un individu solitaire, la taille moyenne du rassemblement est alors de 50, mais ce résultat ne reflète pas la réalité car la majorité des individus se répartissent dans un rassemblement de taille importante.

Composition en individus des observations. A partir de l'âge et du sexe des individus présents au moment de l'observation, quatre classes d'organisation sociale sont établies ([Tableau 3](#)) :

[Tableau 3](#) : Organisation sociale établie à partir de l'âge et du sexe des individus présents. (--) signifie que les individus de cette classe sont absents. *Class of social structure according to sex and age of individuals present in observation.* (--) indicated that individual-class was absent.

| | Structure | | | |
|--------------------------------|----------------------------|------------------|---------------------|---------------------|
| | matrilinéaire ² | maternelle | multi-femelles | multi-sexe |
| Femelle adulte | présent | l'une ou l'autre | l'une et/ou l'autre | l'une et/ou l'autre |
| Femelle <i>yearling</i> | présent | | | |
| Jeune | présent | présent | -- | facultatif |
| Mâle | -- | -- | -- | présent |

¹ Certaines observations de rassemblement ne sont pas retenues dans l'analyse, par suite de manque d'informations sur la structure ou d'incertitude dans des paramètres démographiques.

² Le terme matrilinéaire n'est pas synonyme de matriarcal. Le premier désigne un groupe avec des femelles de différentes générations alors que le second fait référence à un groupe de femelles ayant un lien génétique entre elles.



Analyses statistiques. Chaque observation est donc caractérisée par quatre paramètres démographiques et une structure sociale (4 modalités).

Pour analyser la distribution des paramètres démographiques, différents modèles de régression sont appliqués. La sélection du meilleur modèle est opérée à partir du coefficient de régression. Les variations mensuelles des paramètres démographiques sont examinées à partir d'un test de Kruskal-Wallis et pour les comparaisons entre deux mois, des tests de permutation corrigés par la méthode séquentielle de Bonferroni, sont appliqués.

Les fréquences d'observations de chaque structure sociale sont comparées à une distribution aléatoire en utilisant des tests de khi-deux. Des tests de khi-deux et le coefficient d'association de Cramer (Cr) (Siegel & Castellan 1988) sont également utilisés pour étudier l'évolution mensuelle de la fréquence d'observation des structures sociales. Les fluctuations des paramètres démographiques en relation avec chaque structure sociale sont traitées avec un test de Kruskal-Wallis.

I.2 RESULTATS

I.2.a Taille des rassemblements

Au niveau du rassemblement. La distribution du nombre d'individus (I) présents dans le rassemblement varie en suivant une loi puissance (No.Obs = $0,06 \cdot I^2 - 4,38 \cdot I + 70,33$; $r^2 = 0,66$; $p < 0,001$) par rapport aux observations (Figure 9a) avec un nombre médian d'individus dans le rassemblement de 6 (1^{er}-3^{ème} Q : 4-10 individus). Cependant, les rassemblements formés de 2 ou 3 individus sont plutôt rares, et à l'inverse les rassemblements constitués de 5-6 individus sont sur-représentés. La distribution du nombre de femelles adultes (A) dans le rassemblement varie de façon linéaire (No.Obs = $109,2 \cdot A + 419$; $r^2 = 0,94$; $p = 0,031$) alors que la distribution des femelles *yearlings* (Y) suit une loi puissance (No.Obs = $6,27 \cdot Y^2 - 75,87 \cdot Y + 232,43$; $r^2 = 0,99$; $p < 0,001$), avec respectivement un nombre médian de femelles adultes de 1 (1^{er}-3^{ème} Q : 1-2 individus) et de 2 (1^{er}-3^{ème} Q : 1-3 individus) pour les femelles *yearlings*.

Au niveau individuel. Le même jeu de données peut être étudié d'un point de vue des individus en analysant le nombre d'animaux qui compose les rassemblements de différentes tailles. Ainsi, la majorité des individus s'assemblent dans des rassemblements de taille intermédiaire (taille médiane du rassemblement : 11 individus), et relativement peu d'individus participent à la formation de petits et de grands rassemblements (Figure 9b, No.Ind. = $-1,1 \cdot I^2 + 23,24 \cdot I + 155,53$; $r^2 = 0,34$; $p < 0,001$). Le même pattern de résultats est obtenu en regardant les distributions de femelles adultes (Figure 9c, No.Ind = $-31,5 \cdot A^2 + 52,1 \cdot A + 334,5$; $r^2 = 0,83$; $p = 0,027$) ou *yearlings* (Figure 9c, No.Ind = $-2,65 \cdot Y^2 - 8,23 \cdot Y + 201$; $r^2 = 0,89$; $p = 0,001$), ainsi que la distribution de Femelles (A et Y) (Figure 9d, No.ind = $-10,01 \cdot F^2 + 48,93 \cdot F + 251,95$; $r^2 = 0,68$; $p = 0,004$). Le nombre de femelles préférentiel est de 2,5 individus.

Evolution mensuelle des paramètres démographiques. La taille médiane des rassemblements fluctue en fonction des mois ($H_{11, 683} = 48,52$; $p < 0,001$; Figure 10a). Ainsi, celle-ci est significativement plus élevée lors des 3 mois d'été (juin, juillet et août), et relativement plus faible en février et mars.

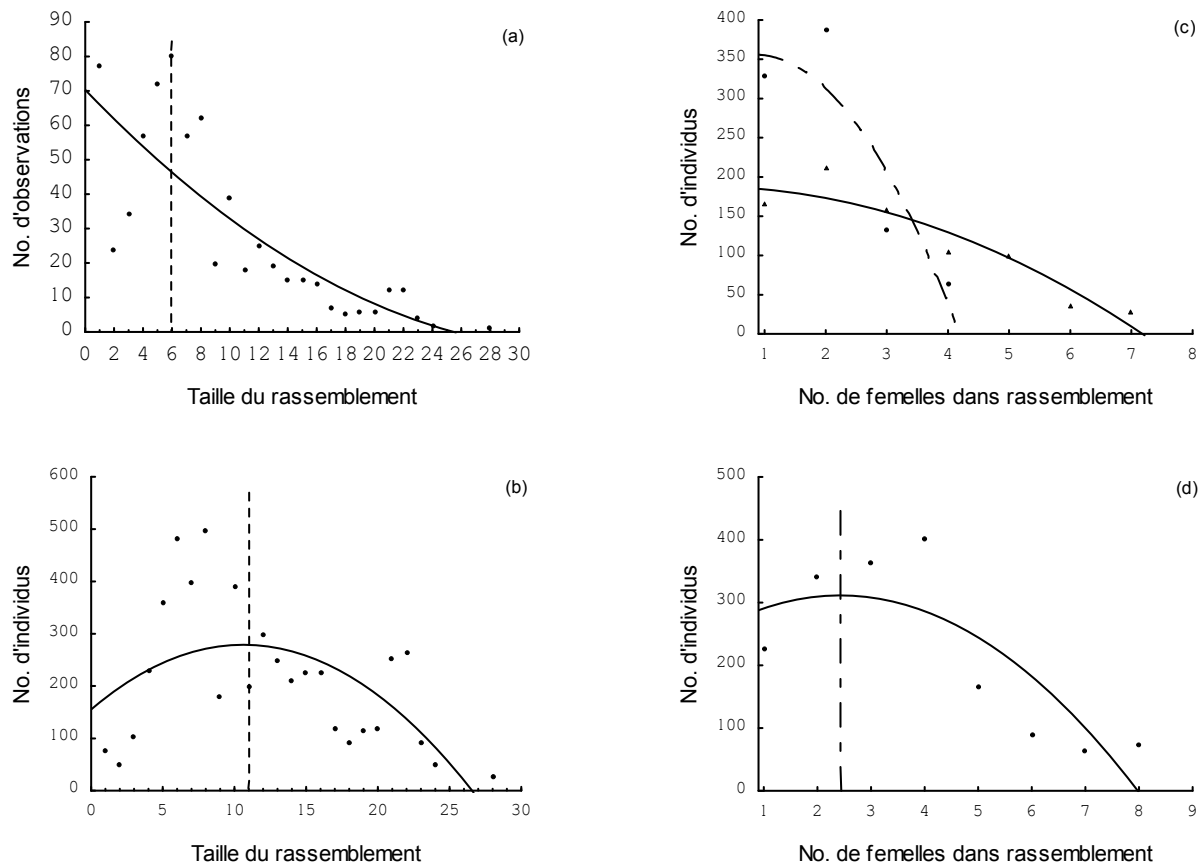


Figure 9 : Distribution des paramètres démographiques des rassemblements. (a) Fréquence d'observation de chaque taille du rassemblement ; (b) répartition des individus en fonction de la taille du rassemblement ; (c) répartition des femelles adultes (rond) et des femelles *yearlings* (triangle) en fonction du nombre de femelles de cet âge et (d) répartition des femelles en fonction de leur nombre. La ligne en pointillé indique la valeur médiane du rassemblement. *The distribution of gathering's demographic parameters. (a) Number of different gathering size observed; (b) the number of individuals that are in gathering of different sizes; (c) the number of adult female (round) and yearling female (triangle) that are in gathering (for each age-class) of different sizes and (d) the number of females that are in gathering of different sizes. Dotted line indicated median value.*

Les variations mensuelles de l'indice de Jarman évoluent de façon pratiquement identique avec toutefois une période charnière entre les mois d'hiver et les mois d'été plus marqués, et une période transitoire entre les mois d'été et d'hiver moins contrastés (Figure 10a). Le nombre de femelles dans les rassemblements évolue de façon mensuelle ($H_{11, 683} = 29,4$; $p = 0,002$; Figure 10b), avec significativement plus de femelles en juillet (hormis par rapport aux mois de juin et août). L'indice de Jarman permet de séparer l'année en deux périodes, l'une d'avril à août avec respectivement plus de femelles dans les rassemblements que pendant le restant de l'année.

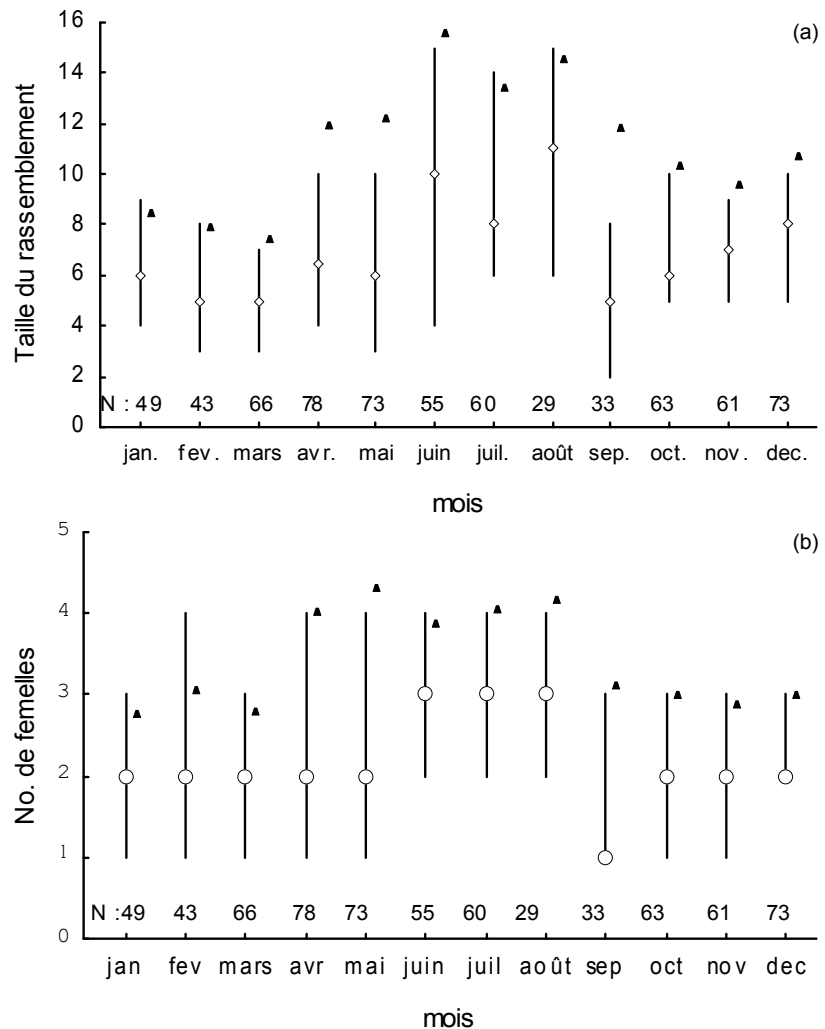
I.2.b Composition en individus des observations

Au niveau du rassemblement. Les fréquences d'observation des quatre organisations sociales ne sont pas identiques entre elles ($\chi^2 = 239,98$; $p < 0,001$), ce qui indique une préférence pour certaines ; ainsi les organisations matrilineaire et maternelle sont pratiquement observées deux fois plus souvent que l'organisation multi-femelles et vingt fois plus que l'organisation multi-sexes.



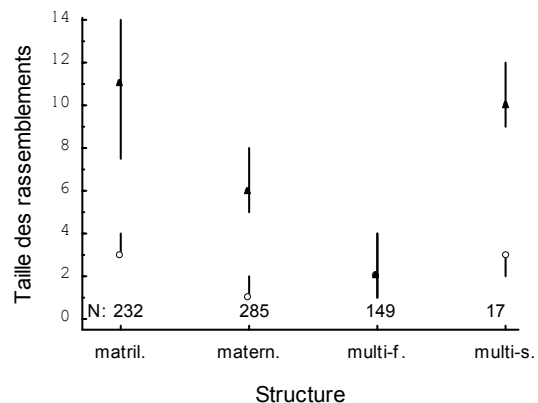
Les quatre organisations sociales se différencient également entre elles dans leurs paramètres démographiques (Figure 11, taille du rassemblement: $H_{3, 683} = 321,1$; $p < 0,001$; No. femelles : $H_{3, 683} = 231,5$; $p < 0,001$).

Figure 10 : Distribution mensuelle (a) de la taille du rassemblement et (b) du nombre de femelles (rond : médiane \pm 1-3 quartiles et triangle : indice de Jarman). *Monthly distribution of (a) gathering size and (b) females' number (round: median \pm 1-3 quartiles and triangle: Jarman's index).*



Les comparaisons des paramètres démographiques entre deux organisations sociales sont toutes significatives à 5%, excepté entre la structure matrilineaire et la structure multi-sexe (Figure 11).

Figure 11 : Variations du nombre d'individus en relation avec l'organisation sociale (rond : No. femelles et triangle : Taille totale du rassemblement ; médiane \pm 1-3 quartiles). N indique le nombre d'observations de chaque organisation. *Relationship between gathering's size and social organization (round: female's number and triangle: gathering size; median \pm 1-3 quartiles). N indicated the observation number for each social organization.*





Au niveau individuel. La majorité des femelles adultes se répartissent dans les structures matrilineaire ou maternelle, trois fois moins dans la structure multi-femelles et très peu dans la structure multi-sexes ($\chi^2 = 268,3$; $p < 0,001$). Les femelles *yearlings* ne suivent pas exactement le même pattern. Ainsi elles se répartissent principalement dans la structure matrilineaire ($\chi^2 = 290,4$; $p < 0,001$), respectivement deux à quatre fois moins dans la structure multi-femelles et maternelle, et elles sont très peu nombreuses dans les groupes multi-sexes.

Le regroupement des femelles en une seule classe d'âge montre qu'elles se répartissent suivant un rapport 2:1 entre la structure matrilineaire par rapport aux structures maternelle et multi-femelles, et dans un rapport 16:1 avec la structure multi-sexes.

Evolution mensuelle de l'organisation sociale. Bien que l'organisation sociale fluctue au cours de l'année ($\chi^2 = 78,22$; $dll = 33$ $p < 0,001$), le degré d'association entre les mois et la structure sociale est relativement faible ($C_r = 0,19 \pm 0,04$). La significativité des fluctuations est principalement due à la présence de la structure multi-sexes durant les mois d'automne/hiver (ce qui correspond à la période de rut).

I.3 DISCUSSION ¹

Le double but de cette partie a été de décrire la taille et la composition des rassemblements et ce d'une manière dynamique au cours de l'année. Le [Tableau 4](#) récapitule les prédictions qui ont été testées et la validité de celles-ci.

[Tableau 4](#) : Validité des prédictions testées sur la taille et la composition des rassemblements.

| Prédictions | | Validité |
|-----------------------------------|--|-------------------|
| La taille des rassemblements | 1a augmente durant la période de chasse | Pas montré |
| | 1b augmente durant la saison d'appariement | Pas montré |
| | 1c augmente durant l'élevage des jeunes | Oui |
| | 1d diminue durant la période de parturition | Pas montré |
| La composition des rassemblements | 2a se modifie pendant la saison d'appariement | Oui |
| | 2b se modifie pendant la période de parturition | Pas montré |

La période d'élevage (mai jusqu'en août) se caractérise par des rassemblements de taille maximale (taille totale et nombre de femelles). Ainsi durant cette période, les femelles se regroupent, accompagnées de leur progéniture, pour prodiguer des soins maternels et un élevage en commun. En revanche, la taille des rassemblements ne semble ni augmenter pendant la période de chasse/saison d'appariement, ni diminuer pendant la période de parturition, invalidant les autres prédictions concernant les paramètres démographiques ([Tableau 4](#)). Néanmoins puisqu'il s'agit d'observations indépendantes, cela ne signifie pas qu'il n'existe pas d'augmentation/diminution des effectifs, dans le groupe, durant ces périodes ([Chapitre 1.2](#)).

¹ La taille et la composition des rassemblements seront essentiellement discutées, après l'apport des données sur le suivi intra-groupe de la partie suivante.



Chaque organisation sociale se caractérise par une taille de rassemblement bien distincte avec, pour l'organisation matrilineaire et multi-sexe des rassemblements de taille importante, dus à la présence respective de femelles *yearlings* et de mâles en nombre plus au moins important. L'organisation maternelle, bien que fréquente, est de taille réduite (~ 6 individus), comportant seulement une femelle et sa progéniture, et correspond à l'unité familiale précédemment décrite par Maugé (1980).

Les fréquences d'observations, par mois, des quatre types d'organisations sociales ne sont pas identiques, avec notamment une organisation multi-sexe beaucoup moins fréquente que les autres, qui s'observe exclusivement pendant une période allant d'octobre à janvier (période de rut) conforme à la prédiction 2a. Les trois autres organisations sociales ne varient que très faiblement au cours de l'année. Ainsi, contrairement à la prédiction 2b, l'organisation multi-femelles n'est pas majoritairement observée pendant les mois de mise-bas. Cette organisation se caractérise par des rassemblements de femelles de faibles tailles. L'observation régulière de cette organisation implique que les femelles se délaissent temporairement de leurs jeunes. Pour expliquer ce constat, trois suppositions peuvent être établies :

(i) Les jeunes sont livrés à eux-mêmes, formant ainsi des rassemblements de jeunes. Bien que jamais observés dans cette population, de tels rassemblements ont déjà été remarqués (Janeau et al. 1988, Braza & Alvarez, 1989).

(ii) Les jeunes sont gardés par d'autres femelles, sorte de baby-sitting, déjà observé dans cette population et dans d'autres études (Delcroix 1989). De tels comportements alloparentaux, coûteux pour la femelle (en temps et en énergie), ne peuvent évoluer et être sélectionnés dans une population que si la femelle qui les prodigue bénéficie en retour de différents avantages (chapitre 1.4).

(iii) Les rassemblements multi-femelles peuvent s'observer simplement par une absence de jeunes, absence liée à un échec ou à une incapacité pour ces femelles à se reproduire (chapitre 2.4) ; expliquant de même l'apparition constante, au cours des saisons, de cette structure.

La première supposition n'a pas été testée dans la suite de ce manuscrit, à l'inverse des deux autres.



II. Taille et composition des groupes

Outre les travaux de Mauget (1980) et de Tsarev (1991), le suivi d'individus marqués, sur de longues périodes, n'a jamais été réalisé dans un cadre social. L'explication de la carence en études sociales sur le sanglier résulte, probablement, d'un manque de moyens logistiques des équipes qui étudient cette espèce. Ces deux études, réalisées en milieu clos, ne trouvent pas exactement la même organisation de base des groupes de sanglier :

- Mauget (1980) observe des groupes multi-familiaux, constitués par un regroupement d'unités familiales (mère + jeunes) et autour duquel gravitent plusieurs individus.

- Tsarev (1991) quant à lui observe une autre organisation de base, que l'on peut nommer le groupe familial, constituée d'une mère, des jeunes d'anciennes portées et des jeunes de l'année. Il remarque également que plusieurs groupes familiaux peuvent s'associer et il suppose que les femelles de l'association sont apparentées entre-elles.

La différence dans l'organisation sociale entre ces deux études résulte probablement des contraintes environnementales et anthropiques distinctes. Toutefois ces auteurs s'accordent pour montrer que la taille des groupes fluctue peu entre les saisons.

A partir du suivi régulier des femelles caractérisant un même groupe, les objectifs de cette partie sont de décrire la taille et la composition des groupes et l'évolution intra-annuelle de ces deux paramètres.

Puisqu'il existe de faibles variations dans la taille des rassemblements, des fluctuations similaires devraient se retrouver dans la taille des groupes. Ainsi, les paramètres démographiques utilisés pour quantifier la taille du groupe devraient être maximaux (**prédiction 1a**) pendant la période d'élevage et en revanche, ils devraient être plus faibles et constants durant les autres périodes (**prédiction 1b**). Si les deux prédictions ne se vérifient pas, cela suppose que les paramètres démographiques analysés au niveau des rassemblements sont biaisés par certaines observations¹.

La fréquence des quatre types d'organisations sociales, initialement décrites pour caractériser les rassemblements, devrait être similaire au niveau des groupes. De la même façon, la composition des groupes devrait peu fluctuer au cours de l'année, excepté avec l'apparition des mâles pendant la période d'appariement (et donc une augmentation de l'organisation multi-sexe à cette période) et avec l'isolement des laies pour leurs mises-bas (Gundalch 1968), entraînant une augmentation dans la fréquence d'observation de l'organisation multi-femelles (**prédiction 2a**).

Tableau 5 : Récapitulatif des prédictions testées sur la taille et la composition des groupes.

| Prédictions | |
|-------------------------|---|
| Taille des groupes | 1a maximum durant la période d'élevage |
| | 1b faible et constant durant les autres périodes |
| Composition des groupes | 2a Structure multi-femelles principalement durant la période de mise bas |
| | 2b Structure matrilineaire et maternelle constantes au cours de l'année |

¹ En effet, si certaines observations apparaissent trop souvent (e.g. observation trop fréquente d'un groupe), elles vont modifier les paramètres démographiques des rassemblements. Dans un tel cas, les fluctuations observées ne correspondent pas forcément à l'ensemble des autres observations.



En revanche les organisations matrilineaires et maternelles devraient être constantes au cours de l'année (**prédiction 2b**), un groupe adoptant soit l'une ou l'autre de ces organisations sociales. Si la prédiction n'est pas vérifiée, cela implique l'apport ou le retrait temporaire de certaines femelles *yearlings*; femelles *yearlings* qui gravitent alors autour du groupe comme le spécifie Mauget (1980).

II. 1 METHODES

Les groupements et les groupes. En se basant sur l'ensemble des observations réalisées sur les femelles à collier et sur les données relatives aux captures, il est possible de regrouper certains individus. Ainsi, quand plusieurs animaux sont capturés ensemble, une couleur de marque auriculaire leur est attribuée. Par la suite, si plusieurs femelles possédant un collier émetteur sont localisées aux mêmes endroits et en même temps, elles peuvent être arbitrairement rassemblées dans un même groupement. A partir de ces critères, 17 groupements ont été définis durant la période d'étude.

Lors de l'observation d'un des 17 groupements, l'entité constatée à ce moment et en ce lieu précis forme un groupe. Ainsi chaque groupement se caractérise par une succession de groupes ayant chacun une taille et une composition donnée.

Paramètres démographiques des groupes. Afin d'étudier les variations mensuelles de la taille des groupes, deux paramètres démographiques sont quantifiés (le nombre de femelles et le nombre total d'individus dans le groupe). Mais, seulement trois groupements présentent des observations mensuelles sur toute l'année, ce qui rend l'analyse impossible.

Un découpage de l'année en quatre périodes établies sur la base des facteurs spéci-spécifiques et anthropiques permet alors d'obtenir un nombre suffisant d'observations pour effectuer l'analyse.

- période **mise-bas** : mars, avril
- période **élevage** : mai, juin, juillet et août
- période **post-sevrage** : septembre-octobre
- période **chasse**¹ : novembre, décembre, janvier et février.

Certes le découpage n'est pas parfait, car une femelle adulte peut mettre bas en mai et la chasse commencer dès le mois d'octobre, mais c'est celui qui correspond le mieux à la réalité observée pour la population étudiée entre 1990 et 2003.

Organisation sociale des groupes. Comme pour décrire les rassemblements, quatre organisations sociales distinctes (organisation matrilineaire, maternelle, multi-femelle et multi-sexe, [Tableau 3](#)) permettent de caractériser le groupe.

Description des groupements : A partir des observations par groupement et par année, il est possible d'établir l'organisation sociale de base de chaque groupement, son évolution d'une année à l'autre et les liens entre eux. Le nombre de femelles présent dans chaque groupement et le nombre de générations existant entre les individus sont également quantifiés.

¹ La période de chasse inclut également la saison de rut. Ainsi, au cours des analyses futures, l'influence du facteur lié à la chasse ne pourra pas être dissociée du facteur "saison de rut".



Analyses statistiques. Chaque observation de groupe est caractérisée par ses quatre paramètres démographiques et sa structure sociale (4 modalités).

Des analyses de variance à mesures répétées, avec comme variable dépendante l'un des paramètres démographiques du groupe, comme facteur catégoriel la période de l'année (4 modalités) et comme facteur intra le groupement (17 groupements distincts), sont réalisées. Pour comparer les paramètres démographiques entre deux périodes l'utilisation du test t, pour mesures appariées avec une correction séquentielle de Bonferroni, est appliquée.

Les fréquences d'observations des organisations sociales (4 modalités) en fonction des mois sont analysées par un test du Khi-deux. Toutefois, par la suite, l'organisation multi-sexe n'est plus prise en compte, en raison de son apparition très réduite, risquant alors de masquer d'autres résultats dans l'analyse de l'organisation sociale. Un modèle log-linéaire de type hiérarchique est établi pour étudier la structure de l'association statistique entre les variables Groupement (17 modalités), Période (4 modalités) et Organisation sociale (3 modalités). La méthode d'estimation retenue correspond à la statistique du khi-deux du rapport de vraisemblance notée L^2 ou déviance. Pour comparer l'ajustement de deux modèles log-linéaires emboîtés A et B, c'est-à-dire deux modèles tels que l'un d'eux (e.g. B) comprend tous les effets inclus dans l'autre (A) auxquels s'ajoutent un (ou plusieurs) effet(s) supplémentaire(s), la déviance et le nombre de degrés de liberté doivent être comparés. Sous l'hypothèse nulle H_0 , des effets inclus dans B et non dans A, la différence de déviance (A) - déviance (B) est distribuée asymptotiquement selon une loi de khi-deux pour un nombre de degrés de liberté égale à $ddl(A) - ddl(B)$; une différence des déviances "trop" grande implique la significativité des effets supplémentaires inclus dans le modèle B. Le modèle {1, 2, 3} d'indépendance mutuelle entre les trois variables est considéré comme modèle de référence.

Une mesure descriptive de l'amélioration de l'ajustement permise par un modèle plus complexe (proportion de variance expliquée) est obtenue en calculant la proportion de réduction de la déviance du modèle de référence permise par le modèle considéré :

$(\text{Déviance mod. référence} - \text{Déviance mod. sélectionné}) / \text{Déviance mod. référence}$

Afin d'étudier quelle structure est significativement différente des autres au cours des saisons, la méthode de partitionnement du tableau de contingence est utilisée (Siegel & Castellan 1988). Avec 3 modalités différentes pour l'organisation sociale et 4 pour la période, 6 partitionnements du tableau de contingence sont effectués [No. partition = $(3-1) \times (4-1)$]. Le coefficient de Cramer (C_r) est également utilisé pour tester le degré d'association entre deux variables (Siegel & Castellan 1988).

Les variations des paramètres démographiques entre les groupements sont examinées à partir d'un test de Kruskal-Wallis et des tests de permutations sont utilisés pour les comparaisons entre deux groupements. Toutefois, l'analyse comparative des paramètres démographiques entre les groupements est réalisée en deux temps : dans un premier temps, l'analyse porte sur les 17 groupements et dans un deuxième temps le 17^{ème} groupement est exclu de l'analyse car les paramètres démographiques qui le caractérisent sont significativement différents des autres groupes.

II. 2 RESULTATS

Paramètres démographiques des groupes. La taille du groupe ainsi que le nombre de femelles qui compose les groupes fluctuent en fonction des périodes (taille de groupe : $F_{3, 51} = 3,92$; $p = 0,014$; No. femelles : $F_{3, 51} = 4,02$; $p = 0,012$). La période d'élevage se distingue des trois autres périodes, avec un nombre de femelles et d'individus significativement plus important (Tableau 6).



Organisations sociales des groupes. Les fréquences d'observation des quatre types d'organisations sociales évoluent faiblement entre les saisons (Figure 12, $\chi^2 = 78,22$; d.l. = 33, $p < 0,001$). Pour étudier plus finement l'évolution saisonnière de l'organisation sociale des groupes, un nouveau tableau de contingence ne comportant pas l'organisation multi-sexe est établi.

Tableau 6 : Evolution saisonnière (moy. \pm écart type) du nombre de femelles par groupe et de la taille totale du groupe. *Seasonal variation of females' number and group size (means \pm Standard Deviation).*

| | N | No. femelles | Taille de groupe |
|----------------|----|------------------------------|-------------------------------|
| Mise-bas | 18 | 2,33 \pm 1,12 | 5,94 \pm 2,63 |
| Elevage | 18 | 3,72 \pm 2,13 ^a | 10,53 \pm 6,67 ^b |
| Post-sevrage | 18 | 2,78 \pm 1,23 | 7,72 \pm 4,99 |
| Chasse | 18 | 2,47 \pm 1,18 | 8,31 \pm 5,44 |

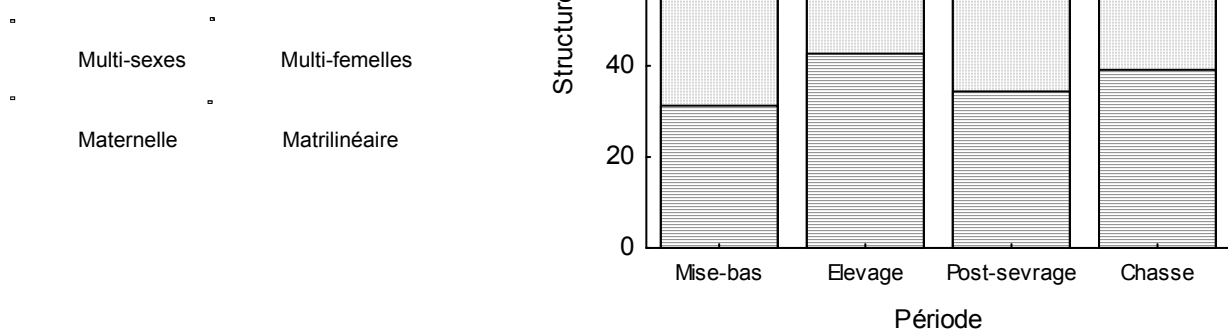
^a No. de femelles durant l'élevage significativement différent des autres périodes

^b Taille de groupe durant l'élevage significativement différente des autres périodes, sauf de la période chasse.

La proportion de variance expliquée par le modèle log-linéaire (Tableau 7) retenu est de 50,02 %. Le modèle sélectionné indique :

- (i) qu'il existe une association (ou un lien) partielle entre les variables Période et Organisation sociale, et que cette dernière ne varie pas d'une modalité à l'autre de la variable Groupement ;
- (ii) qu'il existe également un lien entre les variables Groupement et Organisation sociale quelles que soient les modalités qu'appréhende la variable Période.

Figure 12 : Evolution saisonnière de l'organisation sociale des groupes. *Seasonal variation of groups' social structure*



L'association partielle qui existe entre le Groupement et l'Organisation sociale est assez importante ($C_r = 0,54 \pm 0,04$; $p < 0,001$) indiquant que les groupements gardent une certaine stabilité de leurs organisations sociales au fil des saisons. Afin d'étudier plus en détail le lien entre la Période et l'Organisation sociale un partitionnement du tableau de contingence de ces deux variables est effectué. De façon non surprenante le Chi-2 entre les deux variables est significatif ($\chi^2 = 14,16$; $p =$



0,028), même si le degré d'association entre les deux variables est assez faible ($C_r = 0,13 \pm 0,05$). Les résultats du partitionnement ne mettent pas en évidence une différence entre les organisations matrilineaire et maternelle au cours des quatre saisons. En revanche l'organisation multi-femelles est significativement plus élevée pendant la saison de mise-bas ($\chi^2 = 3,77$; $p = 0,027$) et plus faible pendant la chasse ($\chi^2 = 5,21$; $p = 0,009$).

Tableau 7 : Analyse des associations entre les variables Groupe (notée 1), Période (notée 2) et Organisation sociale (notée 3) par un modèle log-linéaire. *Analysis of associations between Group (called 1), season (called 2) and social organization (called 3) by a log-linear model.*

| Modèle | déviance | ddl | Δ ddl | Δ déviance | P |
|-----------------------------|---------------|------------|--------------|-------------------|--------------------|
| Modèle de référence | 398,83 | 226 | | | |
| Modèle saturé {31, 32, 21} | 125,90 | 120 | 106 | 272,93 | <0,00001 |
| association (12) | 199,32 | 180 | 60 | 73,42 | 0,114 |
| association (23) | 139,27 | 126 | 6 | 13,36 | 0,037 |
| association (13) | 315,63 | 160 | 40 | 189,72 | <0,00001 |
| Modèle sélectionné | | | | | |
| association {23, 13} | 199,32 | 180 | 46 | 199,51 | <0,00001 |

Description des groupements. Les 16 premiers groupements¹ étudiés ont des paramètres démographiques annuels qui ne diffèrent pas d'un groupement à l'autre (No. femelles: $H_{15,71} = 11,92$; $p = 0,74$; No. Adultes: $H_{15,71} = 17,28$; $p = 0,29$; No. *Yearlings*: $H_{15,71} = 5,15$; $p = 0,98$). Un groupement annuel "typique" de sangliers, dans la population forestière d'Arc-en-Barrois, se compose d'un nombre médian de 3 femelles (1^{er}-3^{ème} Q : 2-4 femelles), comprenant 1 femelle adulte (1^{er}-3^{ème} Q : 1-2 individus) et 2 femelles *yearlings* (1^{er}-3^{ème} Q : 0-2 individus). Les paramètres démographiques du 17^{ème} groupement sont plus élevés et diffèrent des constantes du groupement "typique" (No. femelles: 5,4 ; $p < 0,001$; No. Adultes: 3,3 ; $p < 0,001$; No. *Yearlings*: 2,1 ; $p = 0,27$).

L'organisation matrilineaire caractérise les groupements annuels dans 56,4% (44/78) et dans 43,6% (34/78) celle-ci est de type maternel (Figure 13), avec une organisation maternelle d'adulte(s) dans 33,3% (26/78) et une organisation maternelle de *yearlings* dans 10,3% (8/78). Cependant dans les 26 groupements annuels adoptant une organisation maternelle d'adultes, 12 se sont réalisés alors que des femelles *yearlings* étaient initialement présentes, entraînant ainsi une séparation du groupement (groupement 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16 et 17, Chapitre 2.2). Le nombre de génération de femelles présent dans les groupements, en fonction du type d'organisation sociale, est indiqué au Tableau 8. Deux observations comportant des femelles appartenant à cinq générations différentes (7 ans, 4 ans, 3 ans, 2 ans, 1 an) sont remarquées dans le groupement 17 et plusieurs constatations comportant des femelles de quatre âges distincts sont observées dans les groupements 17, 13-14. Le suivi des groupements (Figure 13), permet d'observer deux types d'évolution inter-annuelle. Les groupements 3

¹ Les numéros de 1 à 17 des groupements seront conservés tout au long de ce manuscrit, bien qu'à partir de la discussion du Chapitre 1, le terme groupement sera remplacé par le terme Famille.

à 7 caractérisent une évolution linéaire, *i.e.* qu'entre deux années, tous les individus survivant reforment un groupement annuel ensemble.

Tableau 8 : Nombre de génération de femelles dans les groupes en fonction de leurs organisations sociales.
Number of females' generation into group according to their social group.

| Organisation sociale | N | Nombre de génération dans le groupement | | | |
|----------------------|----|---|----|--------|---------|
| | | 1 | 2 | 3 ou + | inconnu |
| Maternelle - adulte | 26 | 2 | 6 | 1 | 17 |
| - yearlings 8 | 8 | 8 | -- | -- | 0 |
| | 44 | | 23 | 13 | |
| Matrilinéaire | | -- | | | 8 |

En revanche les groupements 8 à 17 évoluent vers un éclatement du groupement initial, *i.e.* qu'entre deux années, tous les individus survivants forment 2 ou 3 groupements annuels distincts ([Chap. 2.2](#)).

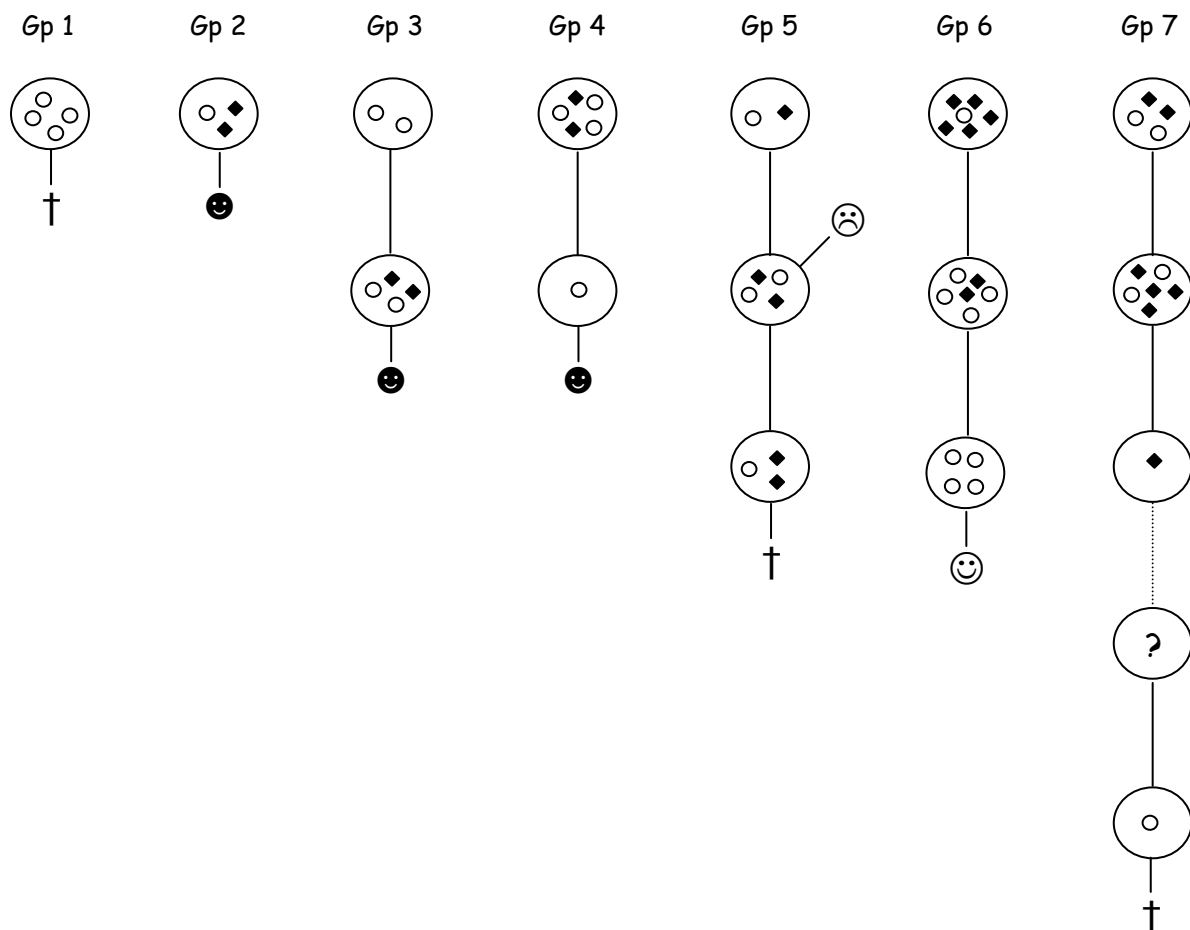
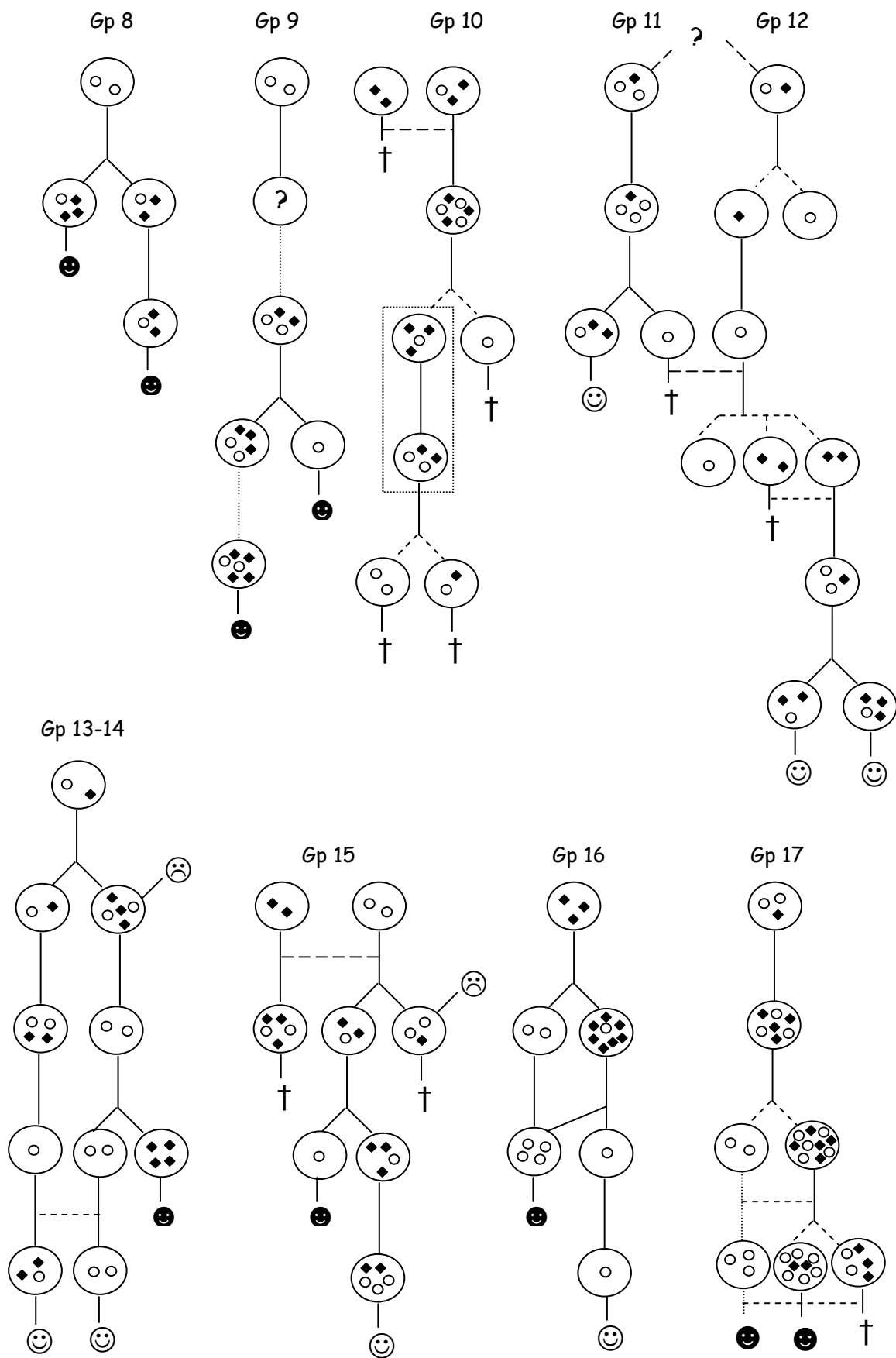


Figure 13 : Paramètres démographiques des 17 groupements étudiés entre 1990 et 2002. (rond: adulte; carré: yearling; † toutes les femelles sont tuées; ☹️ suivi inconnu; 😊 destin connu; ☹️ femelle inconnue rentrée dans un groupe, ligne: groupe suivi, ligne en pointillé: groupe suivi occasionnellement; ligne coupée: contacts fréquents entre les individus). *Demography of 17 groups studied between 1990 and 2002. (round: adult; black square: yearling; † all females were killed; ☹️ fate unknown; 😊 fate known; ☹️ female unknown going into group, solid line: group monitoring, dotted line: group monitoring infrequently; cut line: regular contacts between individuals).*





II. 3 DISCUSSION

Globalement un groupe est une unité qui se caractérise par la présence de 2-3 femelles accompagnées des jeunes de l'année. En fonction de la présence/absence des femelles *yearlings* l'organisation sociale du groupe est respectivement matrilineaire ou maternelle. Le [Tableau 9](#), récapitule les prédictions qui ont été testées et la validité de celles-ci. Les paramètres démographiques des rassemblements varient de la même façon que ceux du groupe, indiquant que cette dernière analyse n'est pas biaisée par certaines observations.

[Tableau 9](#) : Validité des prédictions testées sur la taille et la composition des groupes.

| Prédictions | | | Validité |
|-------------------------|-----------|---|----------|
| Taille des groupes | 1a | maximum durant la période d'élevage | Oui |
| | 1b | faible et constant durant les autres périodes | Oui |
| Composition des groupes | 2a | Structure multi-femelles principalement durant la période de mise bas | Oui |
| | 2b | Structures matrilineaire et maternelle constantes au cours de l'année | Oui |

Les données obtenues sur les paramètres démographiques des groupes sont comparables aux autres études réalisées en semi-liberté ([Mauget 1980](#), [Tsarev 1991](#)), qui décrivent des groupes constitués de 2 à 4 femelles. Comme dans les études antérieures ([Mauget 1980](#), [Tsarev 1991](#), [Boitani et al. 1994](#)), les organisations matrilineaire et maternelle sont les plus fréquentes. Les [chapitres 2](#) et [3](#) permettent de comprendre pourquoi un groupe adopte l'une ou l'autre de ces organisations. Pour chaque groupe, aussi bien le nombre de femelles que l'organisation sociale qui en résulte sont relativement stables au cours de l'année. Trois nuances doivent cependant être prises en compte :

- (i) un ou des mâles peuvent se joindre à cette unité, exclusivement pendant la période de rut, entraînant ainsi la formation d'une organisation multi-sexe. Cette organisation multi-sexe, temporaire, se caractérise également par un nombre élevé de femelles ([Figure 11](#)), alors que le nombre de femelles dans le groupe n'augmente pas ([Tableau 6](#)) durant cette période. Deux suppositions peuvent expliquer cette ambiguïté :

- ce ne sont pas les mâles qui rejoignent le cercle de femelles, mais l'inverse, un ou des groupes de femelles rejoignent plusieurs mâles. Dans ce cas, les femelles du groupe suivi, mais également les autres femelles présentes sur le même lieu, sont comptabilisées dans le groupe. Certes de tels regroupements (plusieurs groupes et plusieurs mâles) ne sont pas habituels et des plus fréquents (un groupe et plusieurs mâles), mais sont observés ([Brandt comm. pers.](#)) et se rencontrent dans suffisamment d'observations pour biaiser et augmenter le nombre de femelles constaté dans cette organisation. De tels rassemblements se rapprochent des distributions en lek fréquemment observées chez les ongulés ([Clutton-Brock et al. 1993](#), [Bro-Jorgenson 2003](#)).

- la seconde explication suppose, qu'en présence d'un grand nombre de mâles dans le groupe, l'identification du sexe de tous les individus non marqués peut être difficile, ayant pour conséquence des erreurs d'interprétation.

N'ayant pas d'autres éléments pour soutenir la première hypothèse, la seconde, beaucoup plus parcimonieuse, est privilégiée pour expliquer l'équivoque constatée.



- (ii) une ou plusieurs femelle(s) peuvent se retrouver sans jeunes, et ce quelque soit la période de l'année et le groupe étudié, mais avec une fréquence plus élevée durant la période de mise-bas et moindre pendant la chasse. L'isolement des femelles en gésines, phénomène fréquemment décrit chez les ongulés (e.g. Schwede et al. 1993, pour le sanglier, Gundalch 1968) explique probablement l'augmentation de fréquence de cette organisation pendant cette période. La mise à l'écart des femelles semble nécessaire au couple mère-nouveau-né (Jensen 1986) pour établir les premiers liens sociaux et instaurer le(s) mécanisme(s) nécessaire(s) à la reconnaissance de parentèle. Cependant cet éloignement n'est pas toujours observé ou il peut être de très courte durée (2-3 jours), supposant, alors, que les liens laie-marcassins se réalisent dans les premières heures de vie (Meese et Ewbank 1975 cités dans Cousse 1994). La diminution de fréquence de l'organisation multi-femelles, pendant la chasse, peut s'interpréter comme un mécanisme anti-chasse (ou anti-prédateur). Ainsi le fait d'être dans un groupe avec des jeunes peut augmenter la survie de la femelle par au moins trois mécanismes anti-prédateur (pour une revue voir Krause et Ruxton 2002) : détection plus efficace du prédateur (*many eye effect* et *many ear effect*), effet dilution¹ et effet confusion. Dire que les femelles et leur progéniture se regroupent pendant la période de chasse, en réponse à cette pression anthropique, est peut-être un peu simpliste et excessif. Néanmoins, malgré les morts, ni le nombre de femelles, ni le nombre total d'individus dans le groupe ne diminuent fortement, soutenant ainsi cette hypothèse.

- (iii) les paramètres démographiques du groupe sont optimaux, et significativement plus importants pendant la période d'élevage. En effet, les effectifs du groupe augmentent d'environ trois sangliers (Tableau 6) dont l'un est une femelle (adulte ou *yearling*), validant ainsi la prédiction 1a. Au niveau de l'organisation sociale, 90% de celle-ci se répartit entre une organisation maternelle et une organisation matrilineaire, ce qui indique qu'il n'existe pas de grand changement d'organisation sociale entre la période d'élevage et les autres.

Ce dernier constat montre que la femelle supplémentaire "rejoint" un groupe comportant des individus de même âge. Comme l'organisation maternelle est caractérisée par un nombre d'individus réduit (Figure 11), il est probable que, si un regroupement de femelles pour l'élevage s'effectue, celui-ci s'opère principalement dans les groupes matrilineaires. Néanmoins toutes les femelles d'un groupe ne se reproduisent pas, notamment les femelles *yearlings* (seulement 33%, voir Chapitre 2.3), supposant que ces femelles non reproductives peuvent "rejoindre" un groupe et éventuellement prodiguer des soins alloparentaux pendant cette période d'élevage (e.g. comportement de gardiennage Dardaillon 1984, Delcroix 1989). Si un regroupement de femelles, durant cette période, est sélectionné c'est que l'élevage coopératif doit apporter plus de bénéfices que d'inconvénients et ce, pour probablement tous les individus du groupe (Chapitre 3).

¹ Ce mécanisme peut être biaisé par les règles de tir qu'adopte la société de chasse.



Je résumerai les variations inter-annuelles dans la taille et l'organisation sociale du groupe en fonction du découpage opéré comme suit :

- **période de mise-bas** : organisation multi-femelles plus fréquente, entraînant une période d'instabilité sociale et des effectifs faibles.
- **période d'élevage** : organisation sociale du groupe "classique" (matrilinéaire ou maternelle) avec des effectifs optimaux.
- **période post-sevrage** : organisation de groupe "classique" avec des effectifs plus faibles
- **période de chasse** : organisation sociale du groupe "classique" avec en plus une organisation multi-sexe temporaire. Cette période se caractérise par une taille du groupe qui correspond à l'ensemble des survivants et à l'adjonction des mâles.

Bien que le nombre de femelles et l'organisation sociale du groupe soient plutôt constants au cours de l'année, il n'est pas exclu d'avoir, pour un même groupement, des femelles différentes entre les périodes. Ainsi, les objectifs de cette fin de chapitre ont été de connaître les liens sociaux et génétiques entre les femelles, et de savoir si les femelles des groupements sont toujours les mêmes ou s'il existe des échanges permanents d'individus entre les différents groupements.



III. Qui fréquente qui? Les interactions

L'analyse de la structure sociale des groupes requiert une connaissance précise des relations entre les individus du groupe et ce, sur une période de temps importante, pour en étudier le patron temporel (Whitehead 1997). Une différence, entre le terme **interaction** qui désigne comment se réalise le lien entre deux individus (lorsque celui-ci existe), et le terme **relation** qui désigne le lien entre deux individus, est effectuée.

Les interactions inter-individuelles sont analysées dans cette partie en se focalisant sur les interactions d'ordre socio-spatial et social ; les relations inter-individuelles sont étudiées dans la seconde partie.

Qui est avec qui ? Les interactions socio-spatiales se mesurent soit entre deux ou plusieurs individus soit à un niveau supérieur entre différentes catégories d'individus (sexe, âge, appartenance à un groupe...). Ces interactions se quantifient généralement en utilisant des indices d'associations (e.g. Cairns & Schwager 1987; Ginsberg & Young 1992 pour une revue). Outre l'aspect descriptif de la structure sociale des groupes (structure fermée/ouverte, stable/fluide), ces indices renseignent sur les interactions particulières pouvant exister entre des individus ou entre des catégories d'individus (e.g. chez les ongulés Underwood 1981; Lott & Minta 1983; Penzhorn 1984; Hirotani 1990; Lazo 1994).

L'une d'elles, particulièrement bien étudiée chez les ongulés, est le degré et la persistance de l'association entre la mère et son (ses) jeune(s) (e.g. cerf Guinness et al. 1979; bison Green et al. 1989, Brookshier & Fairbanks 2003; mouton Lawrence 1990 ; dauphins Smolker et al. 1992, mouflon L'heureux et al. 1995, sanglier Kaminski et al. 2005). Ces paramètres, établis sur la proximité physique existant entre deux individus, traduisent une préférence sociale et leur degré indique la force d'association (Whitehead 1997) : une association forte signale une affinité, une association faible caractérise son absence entre les deux membres. Ainsi l'étude individuelle de la composition des groupes, via ces indices d'associations, permet de mieux comprendre la structure sociale de ces groupes.

A partir de la mesure des indices d'associations entre les individus du groupe, le premier objectif de cette partie est de décrire la structure sociale des groupes. De façon plus précise, les hypothèses que la structure sociale du groupe est fermée (affinité forte et exclusive entre les individus) et âge-dépendant ont été testées.

Le nombre de femelles étant constant dans un groupe, excepté les mois d'été, si les femelles constituant ce groupe sont toujours les mêmes alors l'indice d'association entre celles-ci doit être élevé (**prédiction 1**). Dans le cas inverse, cela signifie que la composition des groupes est instable et qu'une femelle peut s'associer temporairement avec des individus de différents groupes.

Cousse (1994) a montré que le budget temps individuel, qui peut se définir par le temps nécessaire à un individu pour accomplir ses fonctions physiologiques, varie pour chaque classe d'âge. De plus, les groupes étant principalement constitués de femelles d'âges distincts (Figure 13), des associations préférentielles âge-dépendant doivent exister à l'instar d'autres ongulés (cerf Conradt 1998a, mouflon



Ruckstuhl 1999). Ainsi les associations de type *yearlings-yearlings* ou adultes-adultes doivent être plus fortes que les associations entre des femelles adultes et des femelles *yearlings* (**prédiction 2**). Si de telles associations préférentielles âge-dépendant existent, elles devraient conduire, par conséquent, à des sous-unités sociales dans le groupe.

Qui aime bien, châtie bien ! Constituer des associations préférentielles, de "simples" associations ou, dans un sens plus large, vivre en groupe nécessitent des prises de décisions communes¹ de la part des individus ; décisions communes en réponse :

- (i) à des pressions écologiques (e.g. quand fuir face à un prédateur? Où partir s'hydrater ?...),
- (ii) à des besoins physiologiques (e.g. quand dormir ?...).

Ces prises de décisions communes (Conradt & Roper 2003) peuvent se rapprocher des hypothèses sur la synchronisation des activités (Conradt 1998a, Ruckstuhl 1999) au sein des groupes (Chapitre 3.1). Toutefois, si la décision commune n'est pas optimale ou pas adaptée à certains membres du groupe, deux possibilités apparaissent. La première éventualité est un éclatement du groupe en deux ou plusieurs unités (unités de taille plus ou moins importante) entraînant comme principal inconvénient la perte des bénéfices que procure la vie en groupe (Krause & Ruxton 2002). La seconde alternative est l'apparition de conflits, de compétition entre les individus que l'on qualifie de compétition intra-groupe, menant à des interactions sociales agonistiques.

Les interactions agonistiques sont énergiquement coûteuses et peuvent être dangereuses. Aussi, entre les membres d'un groupe, elles ne peuvent être adaptées sur une longue période (Krause & Ruxton 2002). Un des mécanismes sélectionnés chez les mammifères, pour éviter les coûts d'interactions agonistiques potentielles entre les individus, est l'élaboration d'une hiérarchie de dominance sociale entre les membres du groupe (Krause & Ruxton 2002). La dominance sociale est définie par une interaction entre une paire d'individus, où l'un "gagne" de façon prédictible la rencontre (le dominant) sur l'autre (le subordonné) (Kaufmann 1983) et le rang social fait alors référence à la position d'un individu dans une hiérarchie (Barrette & Vandal 1986). Une fois l'échelle de dominance établie dans un groupe, le résultat d'une interaction agonistique peut se prédire des rencontres précédentes (Fournier & Festa-Bianchet 1995) et l'on qualifie alors l'environnement social de prédictible (Clutton-Brock et al. 1979).

Chez les ongulés, plusieurs études indiquent l'existence d'une hiérarchie de dominance (linéaire ou non-linéaire suivant les espèces) (Thouless & Guinness 1986, Festa-Bianchet 1991, Thompson 1993, Fournier & Festa-Bianchet 1995, Côté 2000). Un tel système hiérarchique devient stable si chaque individu en bénéficie (Pusey & Packer 1997) : le subordonné en évitant d'interagir avec un autre individu au risque de perdre et le dominant en évitant de re-établir le rang social à chaque contact. L'autre condition nécessaire, pour qu'un tel système persiste au sein du groupe, est la possibilité que les rangs sociaux évoluent d'année en année : les avantages obtenus par les

¹ Décision commune signifie, ici, la convergence des comportements entre les individus d'un même groupe.



fémmes dominantes peuvent être partiellement contrebalancés par les inconvénients rencontrés par ces mêmes femelles en tant que subordonnées (Alados & Escos 1992).

Chez les ongulés, plusieurs études (Barrette & Vandal 1986, Clutton-Brock & Albon 1985) montrent qu'un individu de haut rang social défend sa nourriture et, fourrage plus efficacement qu'un individu subordonné. Grâce à un accès prioritaire aux ressources alimentaires (Bernstein 1981), les femelles dominantes sont généralement en meilleure condition physique. Il en résulte un meilleur succès reproducteur (Reiter et al. 1981, Clutton-Brock 1984, Côté & Festa-Bianchet 2001a) et un plus faible risque de prédation¹ (Byers 1997) par rapport aux femelles subordonnées.

Le rang social des femelles d'ongulés est généralement corrélé avec leur "capacité à être forte" (*Ressource Holding Power* (RHP) théorie, pour des détails Pusey & Packer 1997) comme la masse corporelle, la taille et autres caractères phénotypiques (corne, bois...) (Barrette & Vandal 1986, Kojola 1997), mais il peut également être dépendant de l'âge (Thouless & Guinness 1986, Festa-Bianchet 1991, Côté 2000). Cependant, ces caractères phénotypiques sont fortement corrélés avec l'âge (Côté et al. 1998, Caro et al. 2003), et peuvent également dépendre du statut social de leur mère amenant, chez certaines espèces, à l'héritage du rang social (Réale et al. 1999).

Enfin le rang social peut également dépendre de la situation "familiale" de la femelle, celui-ci est généralement plus élevé pour une femelle possédant des jeunes que chez une femelle non-reproductive (Cassinello 1995, van Dierendock et al. 1995, Côté 2000).

Au sein d'un groupe où la hiérarchie de dominance est déjà établie, les interactions agonistiques sont rares (Thouless & Guinness 1986, Festa-Bianchet 1991) et il est donc difficile d'étudier la dominance sociale entre les femelles. Un des moyens utilisés par les éco-éthologistes pour contourner ce problème est de provoquer une situation de rivalité/conflit entre les femelles pour l'acquisition d'une ressource (généralement alimentaire).

En faisant varier les disponibilités alimentaires sur une place d'affouragement, le deuxième objectif de cette partie est d'analyser la dominance sociale entre les individus du groupe en quantifiant les interactions agonistiques entre-elles.

Le rang social est analysé en relation avec la masse corporelle et le statut reproducteur des femelles. Puisque chez le porc (*S. s. domesticus*) il n'est pas lié à la masse corporelle, mais à l'âge (Mendl et al. 1995), le même constat pourrait se retrouver chez le sanglier (**prédiction 3**). Une femelle qui a des jeunes devrait être d'un rang hiérarchique plus élevé que les femelles qui n'en possèdent pas (**prédiction 4**). Bien que rarement observés de jour dans les groupes de femelles (Chapitre 1.2) les mâles devraient être dominants, sur les femelles, en raison des caractères sexuels secondaires plus développés et d'une masse corporelle imposante (**prédiction 5**).

Puisque d'une manière générale, plus la ressource est abondante et plus les interactions entre les individus augmentent (Pulliam & Caraco, 1984), les interactions agonistiques entre deux sangliers devraient également être modifiées avec la quantité d'aliments présents sur le site d'affouragement (**prédiction 6**).

¹ ...et probablement un plus faible risque de parasitisme (voir Krause & Ruxton 2002).

**Tableau 10** : Récapitulatif des prédictions testées sur la structure et le rang social.

| Prédictions | |
|---------------------------------|--|
| - L'indice d'association est | 1 élevé entre les femelles d'un même groupe 2 plus élevé entre les individus de même âge |
| - La dominance est | 3 corrélée positivement avec l'âge des individus 4 plus élevée pour les femelles qui maternent des jeunes 5 plus élevée pour les mâles |
| - Les interactions agonistiques | 6 varient avec la quantité d'aliments sur le site d'affouragement |

III. 1 METHODES

Associations dyadiques entre femelles. Le sanglier étant une espèce nocturne, inactif de jour et présent en milieu dense, caractériser les interactions socio-spatiales inter-individuelles sur la base de contacts visuels n'est pas facile et probablement biaisé par la qualité des observations (forte possibilité de ne pas observer la totalité du groupe).

Les associations dyadiques entre deux femelles ont donc été décrites sur la base de données télémétriques obtenue à partir des individus équipés d'un collier émetteur ([Matériels et méthodes](#)). Pour déterminer l'association socio-spatiale entre deux femelles d'un même groupement, l'Indice d'Association (IA)¹ utilisé est une version du *Simple Ratio* ([Ginsberg & Young, 1992](#)). Cet indice a l'avantage d'être un estimateur statistique non-biaisé ([Pepper 1996](#)).

Le Simple Ratio (SR) se calcule pour les individus A et B par la formule :

$$SR = X / (X + Y_{AB} + Y_A + Y_B)$$

- X = nombre de localisations télémétriques incluant A et B sur un même lieu, en même temps
- Y_A = nombre de localisations télémétriques incluant A seul ; Y_B = l'inverse
- $Y_{AB} = 0$, car dans notre cas, A et B ne peuvent pas être localisés dans différents groupes à un temps donné.

Cet indice d'association varie entre 0 (aucune localisation commune des individus A et B durant la période donnée) à 1 (quand A et B sont toujours localisés ensemble durant la période donnée).

Interactions sociales entre femelles. L'analyse des interactions sociales² entre les femelles est basée sur 102 observations effectuées sur place d'affouragement surveillée par caméra infrarouge ([Figure 7](#)). Les animaux sont attirés sur le lieu d'affouragement en réponse à une distribution hebdomadaire de maïs sur celui-ci. Deux groupes sont observés régulièrement, avec respectivement 60 observations (dont 44 avec au moins 2 femelles) pour le groupement 10 ([Figure 13](#)) et 42 observations (dont 41 avec au moins 2 femelles) pour le groupe W. La durée moyenne des observations est de 20min. (IC : 17,5-22,4).

- le **groupe 10** est observé durant 381 jours du 10/08/1999 au 31/08/2000 (encadré du groupe 10, [Figure 13](#)). Pendant 101 jours ce groupe est constitué d'une femelle de 2 ans née en avril 1997 ($A_1 = 46\text{kg}$ en août 1998, estimé à 55kg début mars 1999) et de 3 "yearlings" nées en avril 1998 ($B_1 = 40\text{kg}$; $C_1 = 49\text{kg}$; $D_1 = 28\text{kg}$, début mars 1999). Une femelle de 3 ans est également présente dans ce groupe,

¹ Au [chapitre 2.3](#), pour étudier en détail les associations entre les mères et les femelles *yearlings* un indice similaire a été employé. Toutefois, le simple ratio a été conservé dans cette partie car il est un meilleur estimateur ([Pepper 1996](#)) et il présente l'avantage d'être un indice fréquemment utilisé rendant possible des comparaisons intra- ou inter-spécifiques.

² L'analyse des interactions sociales a été effectuée en collaboration avec deux stagiaires : Lucile Greiveldinger et Pierre Leviaux, étudiants de l'université Joseph Fourier (Grenoble 1).



mais elle n'est jamais observée sous caméra¹. Toutes ses femelles sont facilement identifiables sous caméra à partir de leurs boucles auriculaires. Par la suite, ne restent dans ce groupe que les femelles A₁ et B₁, les autres étant tuées à la chasse. La femelle A₁ a deux événements reproducteurs durant la période de suivi (portée 1 nommée Jeune 1 et portée 2 nommée Jeune 2).

- le **groupe W** est observé durant 103 jours du 28/06/1999 au 11/10/1999. Ce groupe est constitué d'une "grosse" femelle (B₂) et d'une "plus petite" (A₂). La différence au niveau de ce caractère phénotypique permet l'identification individuelle de ses deux femelles sous caméra. La femelle A₂ a un événement reproducteur durant la période de suivi (Jeunes 2), alors que les jeunes de la femelle B₂ (Jeunes 1) sont probablement nés en début de printemps 1999.

En plus de ces individus qui caractérisent chaque groupe, d'autres individus, notamment des mâles, peuvent être vus durant la durée de l'observation. Le terme rassemblement remplace donc, ici, le terme groupe et correspond à l'ensemble des individus décrit par observation, comme au [chapitre 1.1](#). Ni les mâles, ni les jeunes d'une même portée ne sont individualisés dans l'unité. Les interactions entre les différentes femelles, la classe "mâles" et les deux classes de jeunes sont annotées à partir de la méthode d'échantillonnage *ad-libitum* (Altmann 1974). En prenant pour référence les études de Teillaud (1985, 1986) concernant les interactions sociales chez le sanglier, 13 items comportementaux de type gagnant-perdant entre deux individus sont définis :

- **éviter** : un animal maintient une distance interindividuelle importante.
- **céder la place** : éloignement d'un sanglier qui mange quand un congénère approche
- **tourner la tête** : un sanglier tourne violemment la tête quand un autre s'approche
- **se retourner** : si l'animal qui s'approche ne s'arrête pas quand son congénère « tourne la tête », ce dernier vient lui faire face.
- **face à face** : deux sangliers se font face jusqu'à ce qu'un des deux s'éloigne
- **contrôle de nourriture** : un sanglier se dresse de façon démonstrative sur son point d'alimentation quand d'autres s'approchent.
- **bouter** : coup de boutoir vers la face, la région ano-génitale ou les flancs d'un autre individu.
- **posture de défense** : le sanglier menacé place son boutoir contre la gueule de l'autre et donne de petits coups en reculant.
- **menacer** : un sanglier se dresse face à un autre, tête relevée et gueule plus ou moins ouverte
- **mordre la face** : si l'animal menacé ne s'éloigne pas, le menaçant lui mord la face ou le cou
- **poursuivre** : tout en se déplaçant parallèlement à un congénère, un sanglier lui donne des coups de boutoir dans les flancs.
- **attaquer** : un sanglier essaie de mordre la cuisse ou la queue du congénère qu'il poursuit
- **soulever** : placé perpendiculairement à un congénère, un sanglier relève brusquement la tête après avoir placé son groin sous les flancs de celui-ci.

Bien qu'il soit probable que, pour le sanglier, certains items interactifs sont plus manifestes que d'autres, les 13 items sélectionnés ont le même "poids" dans l'analyse. Ainsi l'ensemble des interactions peut se compiler dans des matrices gagnant/perdant (Freeman et al. 1992). L'indice de dominance utilisé pour calculer le rang de chaque individu/classe dans l'unité est le ratio (victoires + 1) / (défaites + 1) (Barrette & Vandal 1986, Fournier & Festa-Bianchet 1995).

Analyses statistiques. Une analyse de Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) à partir de la règle d'agrégation du plus proche voisin ("saut minimum" ou "single linkage") est établie. Une matrice d'association (établie avec l'IA) de taille 65*65, constituée à partir de 9205 localisations, avec une moyenne de

¹ L'étude génétique indique que la femelle de 3 ans serait la mère des 4 autres femelles, toutes sœurs de deux cohortes différentes (données non publiées)



localisations par dyade de 81 (min-max : 24-373), sert de base à cette CAH. Cette méthode descriptive indique la force des interactions [représentée par une valeur de distance qui est calculée à partir de l'IA et du nombre de localisations télémétriques pour chaque femelle] entre les femelles ($N = 65$) et permet de repérer d'éventuelles associations préférentielles entre femelles, menant à la formation de sous-unités dans le groupe.

Les valeurs de l'indice d'association ne sont pas normées et ne suivent ni une loi gamma ni une loi de poisson. Ainsi, un modèle non-linéaire généralisé est peu envisageable, obligeant à faire une analyse statistique facteur par facteur via des tests non paramétriques. L'évolution saisonnière de IA est appréciée à partir des quatre périodes préalablement établies. Un minimum de 10 localisations par période et par dyade (Bedjer et al. 1998) est le critère retenu pour analyser les associations entre les dyades ($N = 356$ dyades, min-max = 10-66, med = 25). En se basant sur la structure d'âge des groupes, trois classes de dyades sont créées : "yearlings-yearlings", "adultes-yearlings" et "adultes-adultes". La comparaison des valeurs de IA entre les périodes (4 modalités) ou entre les structures dyadiques (3 modalités) est opérée par un test de Kruskal-Wallis. Les comparaisons des IA entre deux modalités sont réalisées par des tests de permutation, corrigés par la méthode séquentielle de Bonferroni.

Pour les dyades suivies sur au moins 3 périodes intra-annuelles (durée de 8-10 mois) une analyse plus fine, tenant compte du caractère apparié des IA entre deux périodes, est effectuée pour chacune d'elles. Toutefois, pour chaque structure il est impossible d'analyser les évolutions de celle-ci sur les quatre périodes en raison des faibles effectifs ($3 \leq N \leq 8$ dyades). Aussi, deux ANOVA de Friedman pour données appariées sont réalisées sur 3 périodes (ANOVA I : mise-bas, élevage et post-sevrage ; ANOVA II : élevage, post-sevrage et chasse) par structure dyadique. Les comparaisons des IA entre deux périodes sont réalisées par des tests de permutation, corrigés par la méthode séquentielle de Bonferroni.

Pour analyser si les interactions agonistiques entre deux femelles varient en fonction de facteurs propres au rassemblement (No. de femelles, No. de mâles et No. de jeunes) différentes régressions sont effectuées. L'influence de la quantité de maïs (3 modalités ordinales) sur les interactions entre femelles est analysée à partir d'un test de Jonckheere (Siegel & Castellan 1988). L'éventuelle stabilité de la hiérarchie de dominance entre les individus, avec les variations de la quantité de ressources alimentaires, est vérifiée à partir du test de concordance de Kendall (Siegel & Castellan 1988). Les comparaisons dans les fréquences d'interactions (nombre d'interactions par minute) entre femelles, en fonction de différentes variables binaires (présence/absence de mâles et avant/après évènement reproducteur), sont exécutées par des tests de permutation. Pour les femelles du groupe 10, la corrélation entre le poids des individus et leur rang social respectif est analysée à partir du coefficient de Spearman.

III. 2 RESULTATS

III.2.a Associations dyadiques entre femelles

L'indice d'association. Le dendrogramme de la CAH (Figure 14) montre les associations entre 65 femelles appartenant à 12 groupements différents. Les groupements sont représentés par un nombre variable de dyades¹ : une dyade (2 groupements), deux dyades (3 groupements) [les individus 62 à 65

¹ Dans un même groupe, les individus n'étant pas tous présents sur la même période, toutes les associations dyadiques ne se réalisent pas en même temps.

appartiennent au même groupement]) ou par un plus grand nombre (groupement multi-dyadique indiqué par une accolade et leur numéro respectif).

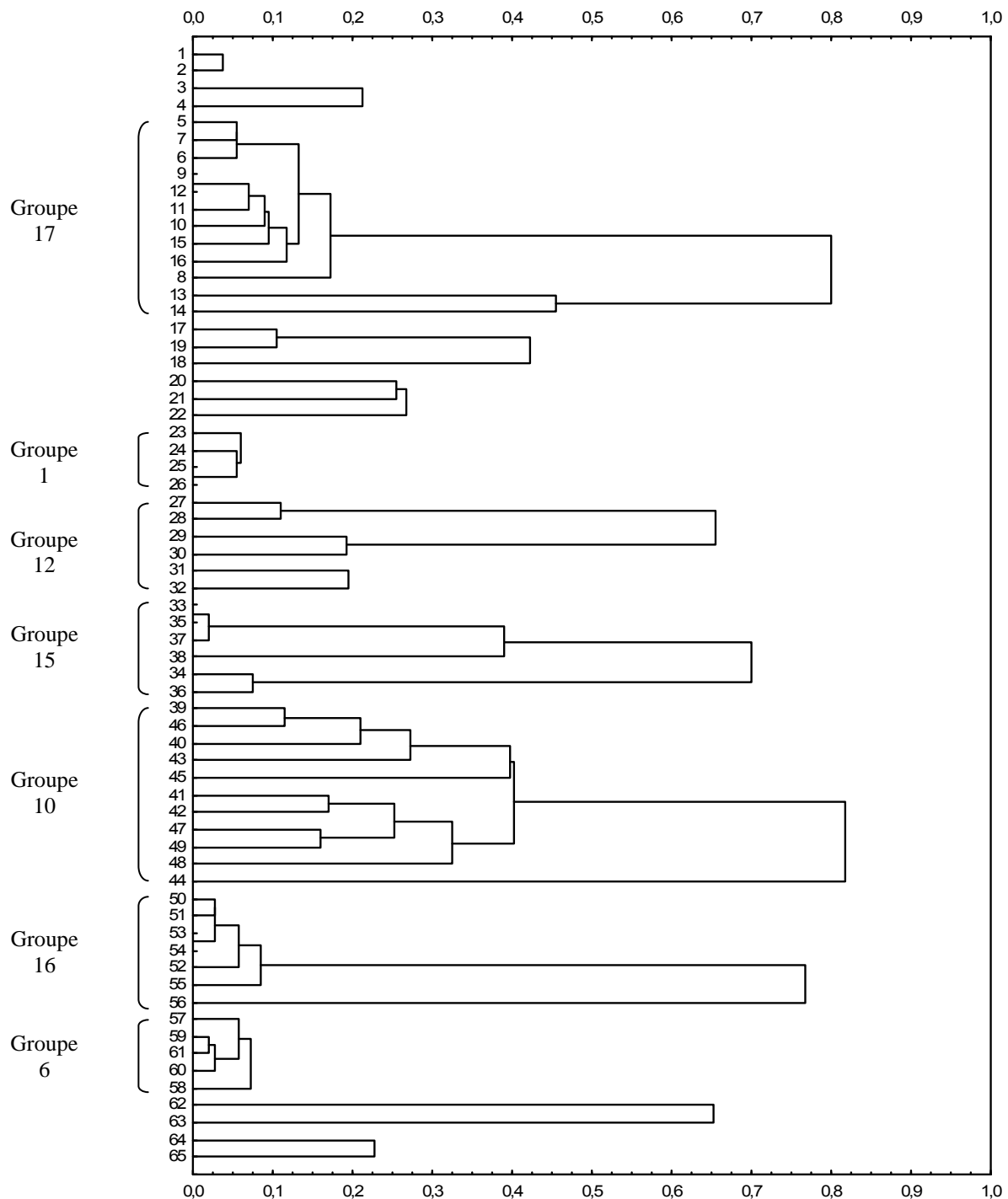


Figure 14 : Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique par saut minimum de l'indice d'association établi sur 65 femelles. Chaque femelle (indiquée par un numéro 1-65) est représentée par une ligne horizontale. Les interactions entre femelles sont indiquées par les lignes verticales ; plus les regroupements sont proches de l'axe de gauche et plus les femelles sont liées. 9 groupes sont montrés à gauche. *Dendrogram showing single linkage cluster analysis of 65 females using simple ratio measure. Each female (number 1 to 65) is represented by a horizontal line at the left-hand side of the diagram. Vertical lines join clusters of females. Joins on the left of the diagram represent closer relationships than those on the right. 9 groups are show at the left of the diagram.*



La majorité des dyades (76,5% ; N=200 dyades) se répartit entre une distance de 0 à 0,4 (Figure 14) indiquant de très fortes associations entre les femelles. Chaque groupe multi-dyadique est caractérisé par des associations préférentielles plus ou moins marquées (e.g. groupe 15 : les individus 33 et 35 sont toujours localisés ensemble (N=106 localisations), les individus 34 et 36 très souvent, mais entre les 4 individus les associations sont plus faibles ; groupe 6 : les individus 59, 60 et 61 sont très souvent localisés ensemble (entre les individus 59-60, IA= 0,81, N= 373), et sont également très associés avec les individus 57 et 58). Certains individus sont néanmoins très peu associés avec la majorité des membres du groupe¹, e.g. les individus 13-14 du groupe 17, 44 du groupe 10 ou 56 du groupe 16.

L'indice d'association entre deux individus diffère en fonction de la structure en âge de la dyade ($H_{2, 356} = 41,77$; $p < 0,001$). Ainsi l'association est très élevée pour les dyades "yearling-yearling" (N = 115 ; IA = 0,81 ; IC: 0,76-0,85) [e.g. 59-61, 33-35, mais voir aussi la faible association entre les individus 27-28-29-30], élevée pour les dyades "adulte-adulte" (N = 98 ; IA = 0,65 ; IC: 0,58-0,72) [e.g. 23-24-25-26] et plus faible pour les dyades "adulte-yearling" (N = 143 ; IA = 0,52 ; IC: 0,47-0,58) [e.g. 62-63, 56-(50-51-52-53-54-55), mais aussi 3-4]. Les classes de dyades sont toutes significativement différentes deux à deux ($p_{\min} = 0,007$).

L'indice d'association entre deux individus fluctue également avec les saisons ($H_{3, 356} = 8,517$; $p = 0,034$). L'association est plus faible pendant la période de mise-bas (N = 92 ; IA = 0,59 ; IC: 0,52-0,65) et de post-sevrage (N = 93 ; IA = 0,62 ; IC: 0,54-0,69) que pendant les périodes d'élevage (N = 122 ; IA = 0,69 ; IC: 0,64-0,75) et de chasse (N = 49 ; IA = 0,71 ; IC: 0,61-0,82). Cependant la comparaison des IA, entre deux périodes, ne donne de différence significative qu'entre les moments de mise-bas et d'élevage ($p = 0,013$) et une différence marginalement significative entre les périodes de chasse et de mise-bas ($p = 0,038$ BNS).

Evolution saisonnière de l'indice d'association.

- (i) L'évolution saisonnière des IA pour les dyades "yearling-yearling" est significative (ANOVA I, $F_{3, 20} = 14,79$; $p < 0,001$; ANOVA II, $F_{3, 10} = 5,84$; $p = 0,056$), avec des indices d'associations plus faibles pendant les périodes post-sevrage et chasse (Tableau 11).

- (ii) L'évolution de l'indice d'association entre les adultes et les "yearlings" est non significative sur les trois premières périodes (ANOVA I, $F_{3, 19} = 0,76$; $p = 0,71$).

Tableau 11 : Evolution saisonnière de l'indice d'association en fonction des types dyadiques. *Seasonal evolution of association's index according to dyads structures.*

| | N | Yearling-Yearling | N | Adulte-Yearling | N | Adulte-Adulte |
|----------------|----|-----------------------------------|----|-----------------------------------|----|----------------------|
| Mise-bas | 21 | 0,90 (IC: 0,80-0,99) | 19 | 0,51 (IC: 0,35-0,67) | 13 | 0,63 (IC: 0,45-0,80) |
| Elevage | 27 | 0,91 (IC: 0,86-0,96) | 32 | 0,66 (IC: 0,56-0,76) | 16 | 0,68 (IC: 0,52-0,85) |
| Post-Sevrage | 27 | 0,79 ^a (IC: 0,72-0,86) | 32 | 0,56 ^b (IC: 0,41-0,70) | 10 | 0,66 (IC: 0,35-0,96) |
| Chasse | 10 | 0,80 (IC: 0,62-0,99) | 19 | 0,62 (IC: 0,44-0,79) | 12 | 0,82 (IC: 0,62-0,99) |

^a Indice d'association durant la période post-sevrage différent ($p < 0,001$) de la période élevage

^b Indice d'association durant la période post-sevrage différent ($p = 0,001$) de la période chasse

¹ membres équipés d'un collier émetteur bien évidemment !



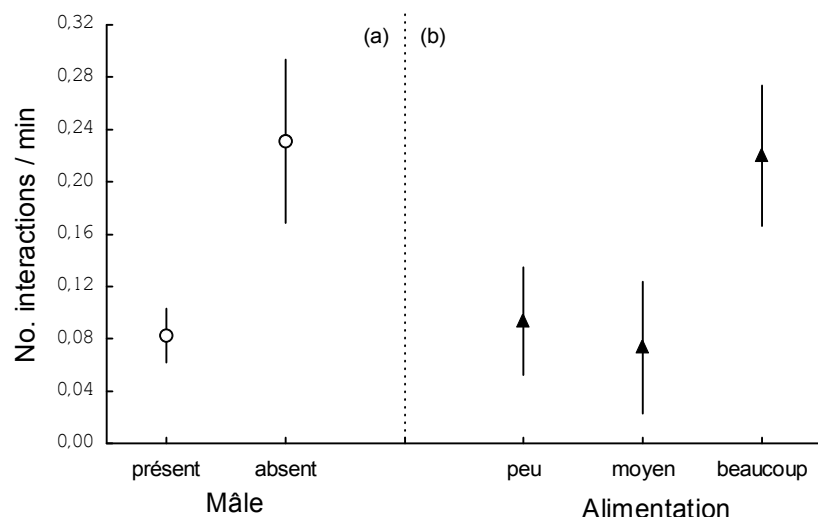
En revanche, cette évolution est significative sur l'intervalle saisonnier suivant (ANOVA II, $F_{3, 17} = 8,99$; $p = 0,011$) en raison d'une baisse significative de l'IA pendant la période post-sevrage (Tableau 11) (l'évolution mensuelle de IA de la dyade "adulte-yearling" est détaillée dans le chapitre 2.3).

- (iii) L'évolution saisonnière des IA pour les dyades "adulte-adulte" est non significative (ANOVA I, $F_{3, 7} = 0,67$; $p = 0,74$; ANOVA II, $F_{3, 9} = 2,11$; $p = 0,34$), et ce, malgré le très fort degré d'association entre ces individus pendant la période de chasse (Tableau 11).

III.2.b Interactions sociales entre femelles

Interactions agonistiques entre femelles. Aucune différence ($p = 0,57$) dans la fréquence des interactions agonistiques (moy. = 3,47 int./ind./h (IC: 1,99-4,95)) n'a été trouvée entre le groupe 10 et le groupe W. Cependant, elle varie de façon quadratique avec le nombre de femelles (No.Int = $-0,34 \cdot F^2 - 2,12 \cdot F - 2,76$; $r^2 = 0,14$; $p < 0,001$), avec une fréquence des interactions maximale dans les rassemblements composés de trois femelles. En revanche en présence d'individus mâles dans le rassemblement (Figure 15a, $p = 0,014$) elle diminue et ce, de façon linéaire (No.Int = $0,204 - 0,068 \cdot M$; $r^2 = 0,05$; $p = 0,037$). Le nombre de jeunes présents dans le rassemblement ne semble pas avoir d'influence sur la fréquence des interactions agonistiques entre les femelles ($r^2 = 0,005$; $p = 0,48$).

Figure 15 : Fréquence des interactions agonistiques (No./min) en relation avec (a) la présence de mâles, (b) la quantité de ressources disponibles. *Relationship between frequency (number/min) of agonistics interactions with (a) male's presence and (b) food availability (median \pm 1-3 quartiles).*



La quantité de ressources alimentaires influence fortement ces interactions agonistiques entre les femelles (Figure 15b, $J_{2, 85} = 2,39$; $p = 0,037$). Ainsi une forte alimentation augmente significativement ($p_{\min} = 0,035$) la fréquence des interactions entre les femelles par rapport à une alimentation faible ou moyenne ($p = 0,76$ entre alimentation faible et moyenne).

En revanche, l'apparition d'un événement reproducteur diminue la fréquence des interactions agonistiques entre les femelles ($p = 0,037$).

Interactions agonistiques et relations de dominance. Une hiérarchie de dominance existe entre les individus du groupement, ainsi qu'au sein des rassemblements (Tableau 12) : les mâles sont au sommet de la hiérarchie, suivis par les femelles et ensuite les jeunes en fonction de leur âge. Dans le groupement 10, la hiérarchie entre les trois femelles de même cohorte [individus 41, 42 et 47] est



parfaitement corrélée au poids et il en est de même en rajoutant la quatrième femelle [individu 46] ($r_s = 0,16$; $p = 0,018$).

Tableau 12 : Matrice des interactions agonistiques gagnant/perdant entre les individus femelles (lettre), les jeunes et les mâles pour les groupes 1 et 2, suivie du classement de dominance pour chaque groupe. *Win-loss matrix for female's individual (letter), young's class and males' class for group one and two, following by class ranking.*

Groupement 10

| | GAGNANT | | | | | | | | Rang |
|---------|----------------|----------------|----------------|----------------|---------|---------|-------|-------|------|
| | A ₁ | B ₁ | C ₁ | D ₁ | Jeune 1 | Jeune 2 | Mâles | Total | |
| PERDANT | A ₁ | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 67 | 76 | 4 |
| | B ₁ | 56 | 13 | 1 | 0 | 0 | 197 | 267 | 2 |
| | C ₁ | 5 | 3 | 3 | 0 | 0 | 3 | 14 | 3 |
| | D ₁ | 4 | 2 | 4 | 0 | 0 | 47 | 57 | 5 |
| | Jeunes 1 | 25 | 51 | 0 | 0 | 0 | 34 | 110 | 6 |
| | Jeunes 2 | 18 | 177 | 0 | 0 | 20 | 190 | 405 | 7 |
| | Mâles | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 |
| | Total | 108 | 244 | 17 | 4 | 20 | 0 | 538 | |

Groupement W

| | GAGNANT | | | | | | Rang |
|---------|----------------|----------------|----------|----------|-------|-------|------|
| | A ₂ | B ₂ | Jeunes 1 | Jeunes 2 | Mâles | Total | |
| PERDANT | A ₂ | 118 | 4 | 0 | 195 | 317 | 3 |
| | B ₂ | 9 | 4 | 0 | 84 | 97 | 2 |
| | Jeunes 1 | 227 | 143 | 0 | 347 | 717 | 4 |
| | Jeunes 2 | 4 | 13 | 26 | 48 | 91 | 5 |
| | Mâles | 5 | 1 | 1 | 0 | 7 | 1 |
| | Total | 245 | 275 | 35 | 0 | 674 | |

Bien qu'une augmentation des ressources trophiques élève la fréquence des interactions agonistiques entre les femelles, le rang qu'occupe celles-ci dans le groupe n'est pas modifié par la quantité alimentaire (groupement 10 : $W = 0,95$; $p = 0,001$ et groupement W : $W = 0,96$; $p = 0,0008$). Dans le groupement 10, les deux événements reproducteurs de la femelle B₁ n'ont pas inversé le rang social avec la femelle A₁ qui, elle, ne s'est jamais reproduite.



III. 3 DISCUSSION

L'un des objectifs de cette partie a été de décrire la structure sociale des groupements de sangliers à partir d'un indice d'association. Globalement l'analyse a montré que les interactions socio-spatiales entre femelles sont fortes, vérifiant ainsi la prédiction faite ([Tableau 13](#)). Aucune interaction socio-spatiale entre femelles de groupes distincts n'a été observée ce qui suppose que les femelles, décrites dans les rassemblements et les groupes des parties précédentes ([Chapitre 1.1 et 1.2](#)), sont toujours les mêmes. La structure sociale des groupements de sangliers peut donc être qualifiée de fermée.

[Tableau 13](#) : Validité des prédictions testées sur la structure et le rang social.

| Prédictions | | Validité |
|---------------------------------|---|------------|
| - L'indice d'association est | 1 élevé entre les femelles d'un même groupe | Oui |
| | 2 plus élevé entre individus de même âge | Oui |
| | 3 corrélée positivement avec l'âge des individus | Oui |
| - La dominance est | 4 plus élevée pour les femelles qui maternent des jeunes | Pas montré |
| | 5 plus élevée pour les mâles | Oui |
| - Les interactions agonistiques | 6 varient avec la quantité d'aliments du site d'affouragement | Oui |

Toutefois les associations inter-femelles fluctuent légèrement d'intensité en fonction des périodes de l'année, notamment pendant la période (plus ou moins longue) où les femelles s'isolent pour leur parturition ([Gundlach 1968](#)) et durant la période post-sevrage où les associations entre femelles sont moins marquées ([Tableau 11](#)) entraînant alors la formation de groupes plus petits ([Tableau 6](#)).

Comment expliquer que durant la période post-sevrage les interactions socio-spatiales entre les femelles deviennent plus faibles ?

La période post-sevrage semble être plus qu'une "simple" période de transition entre l'élevage et la période de rut/chasse et, à ma connaissance, n'a jamais été décrite chez le sanglier¹, ni chez d'autres ongulés ([Festa-Bianchet, comm. perso.](#)). Ce phénomène, que je qualifie de "relâchement social" entre femelles, peut s'expliquer par :

- (i) une baisse des besoins d'élever en commun les jeunes (puisque'ils sont sevrés). Dans ce cas, cela suppose que l'élevage en commun des jeunes augmente la *fitness* des femelles et qu'une fois le sevrage établi, les coûts qui résultent de l'agrégation entre plusieurs femelles sont supérieurs aux bénéfices qui en découlent. Les bénéfices potentiels d'un élevage en commun ont été analysés au [chapitre 3](#).

- (ii) une nécessité pour les femelles de regagner du poids le plus rapidement possible pour pouvoir reprendre leur cycle ovarien ([Mauget, 1980](#)). Dans ce cas, une organisation maternelle avec

¹ Toutefois [Braza & Alvarez \(1989\)](#) et [Fernandez-Llario et al. 1996](#) constatent, mais sans donner d'explication, que les rassemblements aux effectifs les plus faibles sont, respectivement, en octobre et novembre. Dans leur population (Parc National du Donaña en Espagne) les dates de parturition sont plus tard, au printemps, par rapport à la population d'Arc-en-Barrois, entraînant de facto, un mois de novembre inclus dans la période de sevrage.



une femelle et ses jeunes (diminuant nécessairement l'IA avec les autres femelles du groupement) semble plus adaptée, car potentiellement non soumise aux problèmes de prise de décision¹.

- (iii) une hypothèse complémentaire peut être suggérée : si l'association entre plusieurs femelles améliore leur capacité à acquérir des ressources, une augmentation des disponibilités alimentaires devrait, à l'inverse, diminuer la compétition inter-groupe, pouvant alors provoquer une baisse d'association entre les femelles. Septembre et octobre étant les mois où la production forestière (glands et faines notamment) est la plus importante, la compétition inter-groupe devrait être plus faible, amenant un "relâchement social" entre les femelles d'un même groupe. Cette dernière hypothèse pourrait être testée en comparant le degré d'association entre les femelles en relation avec les productions forestières de l'automne. Si cette hypothèse est vraie, les années où les productions forestières sont absentes, la compétition inter-groupe sera plus élevée et donc le degré d'association aussi.

Les données et les connaissances sur le sanglier ne permettent pas, actuellement, de privilégier l'une ou l'autre des trois hypothèses, bien que personnellement les deux dernières, couplées entre-elles, me semblent la solution la plus adaptée.

Le deuxième objectif de cette partie a été de décrire la structure sociale en fonction de la composition en âges des individus du groupe. A partir des axiomes concernant les hypothèses sur la synchronisation des activités (Conradt 1998b, Ruckstuhl 1998), la prédiction que l'intensité des associations était dépendante de l'âge des individus a été faite. Celle-ci postule que les associations dyadiques entre individus de même âge, *i.e.* les dyades "*yearling-yearling*" et "*adulte-adulte*", sont plus élevées et plus stables que les associations entre femelles d'âges différents, *i.e.* les dyades "*adulte-yearling*". L'analyse montre que les interactions sociales sont âge-dépendant, vérifiant ainsi la prédiction.

Comment expliquer les associations dyadiques préférentielles ?

Cousse (1994) et Cousse et al. (1995) montrent qu'il existe un budget temps différentiel âge-dépendant entre les femelles. D'après ces auteurs, le temps nécessaire à un individu pour effectuer ses fonctions physiologiques varie en fonction de sa classe d'âge. Il est donc possible qu'une femelle s'associe de façon préférentielle avec des individus de même âge, aux budgets temps similaires. Toutefois, le budget temps individuel diffère également entre une femelle reproductrice et une femelle non parturiente (e.g. bouquetin Ruckstuhl & Neuhaus 2001, sanglier Cousse et al. 1995). En se basant sur l'idée que le budget temps des femelles est plus affecté par l'état reproducteur que par l'âge de celles-ci, une hypothèse alternative (ou complémentaire dans certaines conditions) peut être proposée. Ainsi, les femelles s'associent préférentiellement avec les individus qui possèdent le même état reproducteur. Comme la participation à la reproduction est corrélée à l'âge des laies (chapitre 2.4), privilégier l'une des hypothèses pour expliquer les associations préférentielles est hasardeux. D'après les résultats, l'hypothèse alternative semble adaptée pour interpréter les associations

¹ Une femelle qui s'isole des autres femelles prend seule les décisions (voir introduction de ce Chapitre 1.3). Ainsi elle pourrait s'alimenter quand elle veut, et regagner du poids plus ou moins rapidement.



dyadiques préférentielles entre les femelles adultes, mais n'apparaît pas valide pour expliquer les associations avec les femelles *yearlings*.

- une femelle adulte qui s'est reproduite s'associe préférentiellement avec une femelle reproductrice (adulte ou *yearling*) alors qu'une femelle adulte qui ne s'est pas reproduite se regroupe, de façon préférentielle, avec une femelle du même statut reproducteur (en général les femelles *yearlings*, phénomène observé dans les groupes 6, 16, 10). Cette hypothèse a été testée dans le [chapitre 3](#).

- En revanche les femelles *yearlings* préfèrent toujours s'associer avec une autre femelle *yearling*, qui s'est reproduite ou non, plutôt qu'avec une adulte (phénomène observé dans les groupes 6, 9, 10, 12, 14, 15, 16). Toutefois, l'intensité de l'association entre les femelles *yearlings* d'un même groupe est variable et ce, même entre sœurs [les sœurs 27-28-29-30, où chaque sous-unité (27-28 et 29-30) est composée d'une femelle reproductrice et d'une non reproductrice, en sont le meilleur exemple]. Cette préférence individuelle, entre "certaines" *yearlings*, est difficilement explicable.

En conclusion, la structure sociale des groupes de sangliers se caractérise par des interactions socio-spatiales (i) inexistantes entre les femelles de groupement distinct et (ii) fortes, stables et préférentielles entre les femelles d'un même groupement. Les trois dernières caractéristiques conduisent à une structuration du groupe en sous-unités plus ou moins distinctes.

Le dernier objectif de cette partie a été de quantifier, à partir d'individus présents sur une place d'affouragement, la fréquence des interactions agonistiques afin d'en déduire l'éventuelle hiérarchie sociale entre ces individus. Globalement l'analyse a montré que la fréquence de ces interactions est élevée et qu'il existe bien, comme l'avait montré Maugé (1980) une hiérarchie sociale entre les membres d'un même rassemblement.

Ainsi, la fréquence des interactions agonistiques entre les laies (moy. = 3,47 int./ind./h) est similaire à la fréquence maximale établie chez les autres ongulés (maximum chez *Oreamnos americanus* : 3,5 int./ind./h; pour une revue [Fournier & Festa-Bianchet 1995](#)). Néanmoins la fréquence des interactions est ici surestimée, car effectuées sur place d'affouragement pour justement les provoquer (compétition inter-femelles) afin de mieux les décrire. Bien que la fréquence des interactions agonistiques varie de façon quadratique avec le nombre de femelles, ce résultat doit être interprété prudemment. En effet, les rassemblements comportant un effectif important de femelles sont rares. Comme la quantité de nourriture disponible par femelles se raréfie plus l'effectif de celles-ci augmente, il est envisageable que plus elles sont nombreuses, plus elles « préfèrent » se nourrir, réduisant ainsi les engagements dans les interactions agonistiques ([Krause & Ruxton 2002](#)).

A l'instar d'autres ongulés (*Bison bison*, [Rutberg 1986](#), *Cervus elaphus* [Clutton-Brock et al. 1984](#), *Ovis canadensis* [Festa-Bianchet 1991](#), *Oreamnos americanus* [Côté 2001](#)) la dominance est corrélée à l'âge, et pour des femelles de même âge au poids de celles-ci. En revanche, et de façon plus surprenante, le statut reproducteur ne semble pas influencer le rang social, invalidant ainsi la prédiction faite. Ces constatations effectuées, certes sur un nombre limité de rassemblements, supposent que le rang social entre deux individus s'établisse dans les premiers moments de vie ([Guilhem et al. 2002](#)). En effet, des différences d'âges, même mineures (e.g. quelques semaines),



amènent des différences de poids suffisantes pour, éventuellement, établir des divergences de rang social entre jeunes, ou entre des individus *yearling* et jeune (Tableau 12). Au cours de l'ontogenèse, le rang social devrait alors se maintenir comme l'ont souligné plusieurs études sur les ongulés (Rutberg 1983, Thouless & Guinness 1986, Festa-Bianchet 1991, Côté 2000). A quatre mois de vie, la femelle C₁, du groupement 10, avait déjà 6kg de plus sur la femelle D₁ et à 11 mois, la différence était de 21kg, alors qu'elles sont sœurs¹.

Ce cas, probablement extrême, pourrait être dû à une endémie de brucellose dont sont atteintes les femelles et les jeunes du groupement 10 à cette période (Rossi, comm. pers.). Cette infestation de brucellose est très probablement à l'origine de la parturition à une date extrême (début novembre) de la femelle A1 [phénomène observé également la même année pour le groupe 15 avec la femelle 33, qui vit également sur le même secteur] et d'aucun événement reproducteur au cours de leur vie pour la femelle B1 (4 ans) et pour une des filles de la femelle A1 qui a vécu 3 ans (Chapitre 2.4)

La présence de mâle(s) inhibe d'un facteur trois les interactions agonistiques entre deux femelles. Deux hypothèses, complémentaires l'une de l'autre, peuvent expliquer ce résultat :

- (i) par leur présence, les mâles stressent les femelles qui, elles, sont plus préoccupées de savoir où le(s) mâle(s) se trouve(nt) que d'interagir entre-elles. Cette hypothèse se fonde sur l'observation suivante : quand un mâle est présent la disposition spatiale des individus du groupe change radicalement, le mâle d'un côté de la source alimentaire et les jeunes et les femelles de l'autre, alors qu'en son absence les individus se répartissent de façon concentrique autour de la source alimentaire ;

- (ii) en présence de mâle(s), la source de nourriture doit être partagée par un plus grand nombre d'individus, amenant les femelles à « préférer » se nourrir que de s'engager dans des interactions agonistiques.

Cette dernière hypothèse, déjà exprimée pour interpréter la relation entre le nombre de femelles et la fréquence des interactions agonistiques, peut encore s'appliquer pour expliquer qu'une augmentation de la quantité d'aliments accroît également la fréquence des interactions agonistiques. Ainsi, à faible effectif (mâle ou femelle) ou avec une quantité d'aliments abondante, la fréquence des interactions est élevée et à l'inverse, à effectifs plus importants (mâle ou femelle) ou avec une quantité d'aliments faible, la fréquence des interactions est moindre, vérifiant ainsi les modèles de Pulliam et Caraco (1984).

Cette partie a montré que les interactions socio-spatiales entre femelles d'un même groupement sont fortes, constantes, mais variables entre celles-ci ce qui a, comme conséquence principale, une structuration du groupe. De plus, l'étude a révélé qu'il existe une hiérarchie de dominance entre les femelles, hiérarchie régit en fonction de l'âge et du poids des individus. Avant de conclure sur l'organisation et la structure sociale des groupes de sangliers appartenant à cette population forestière, dans la partie suivante, les relations qui unissent les femelles ainsi que leur système d'appariement seront décrits.

¹ Coef. d'apparementement 0.83 ± 0.12 (données non publiées)



IV. Petits secrets de famille

Le début du chapitre 1 a permis de caractériser l'organisation sociale des groupes de sangliers, mais les relations sociales unissant les individus et plus particulièrement les femelles des groupes sont encore inconnues.

Des laies plutôt liées ? Dans une population donnée, les individus peuvent s'associer, se regrouper en unité plus ou moins importante, entraînant ainsi une structuration de celle-ci. L'émergence de ces unités ou groupes peut se réaliser selon deux voies différentes :

- (i) les individus s'assemblent de manière aléatoire dans les groupes, et chaque individu peut se retrouver dans n'importe quelle agrégation ;
- (ii) un (ou plusieurs) caractère(s) unit ces individus. Ils peuvent être de nature phénotypique (sexe, âge, poids...), liés aux stratégies d'histoire de vie des individus (émigrant/immigrant, reproducteur/non-reproducteur...), mais également de nature plus spécifique (familiarité, apparentement) (Krause & Ruxton 2002).

En plus de ces deux voies spéci-spécifiques, l'évolution vers une organisation en groupe dépend également des paramètres écologiques ; la prédation et les disponibilités alimentaires étant les pressions les plus importantes (pour des revues, primate : Clutton-Brock & Harvey 1977, van Schaick 1983, ongulé africain Jarman 1974 re-analyser par Brashares et al. 2000, rongeur : Ebensperger & Cofré 2001, oiseaux : Arnold & Owens 1998, Hatchwell & Kondeur 2000).

Chez les mammifères, les groupes qui se forment à partir de la première voie sont difficiles à identifier, néanmoins les rassemblements d'ongulés des grandes plaines (Sinclair 1985, Gueron et al. 1996) ont probablement évolué de cette façon. La formation des groupes, à partir de la deuxième voie, est beaucoup plus fréquente car elle regroupe une multitude de possibilités. Ainsi les rassemblements peuvent se former à partir d'individus :

- de même sexe (Main et al. 1996, Conradt 1998a),
- de même condition physique (Ruckstuhl 1999),
- de même état reproducteur (Ruckstuhl & Neuhaus 2001),
- familiers (Pomeroy et al. 1994) ou/et apparentés (Fernando & Lande 2000, Wimmer et al. 2002, van Horn et al. 2004).

Plus qu'un simple rassemblement, certaines espèces ont développé des comportements sociaux entre les individus, ce qui peut entraîner la formation de groupes sociaux. Certaines espèces sociales ont également développé des comportements coopératifs (Emlen 1991, Clutton-Brock 2002) (toiletage, soins allo-parentaux, chasse coopérative, aide, cris d'alarme, ...) entre les individus du groupe (Konig 1997). Cependant la compréhension des mécanismes qui ont permis l'émergence, chez certaines espèces ou chez certains individus, de comportements coopératifs entre les membres du groupe est, depuis une dizaine d'années, sujet à débat (Jennions & MacDonald 1994, Connor & Curry 1995, Dugatkin 1997, Clutton-Brock 2002, Griffin & West 2003). Trois voies évolutives sont actuellement envisagées pour expliquer de tels comportements (Cadre 2) : la sélection de parentèle, l'altruisme réciproque et les bénéfices individuels.



La **sélection de parentèle** (Maynard Smith 1964) favorise la coopération chez les animaux sociaux quand les individus acquièrent des bénéfices de *fitness* directe en coopérant avec des individus apparentés, mais également pour accroître leur *fitness* indirecte, en dépit des coûts associés (Hamilton 1964).

L'apparentement à l'intérieur et entre les groupes est donc une composante efficace et majeure de gain de *fitness* à partir des comportements coopératifs.

- Si l'apparentement est faible à l'intérieur des groupes, la sélection de parentèle ne peut pas influencer l'émergence de comportements coopératifs car les bénéfices de la coopération n'excèdent pas les coûts qui lui sont associés.

- Toutefois un apparentement élevé à l'intérieur des groupes n'est pas un élément suffisant pour que la sélection de parentèle favorise les comportements coopératifs (Queller 1992), mais il est nécessaire pour qu'émerge la sélection de parentèle. Un degré plus élevé d'apparentement, à l'intérieur des groupes plutôt qu'entre les différents groupes, génère plus d'opportunité à la sélection de parentèle pour privilégier des niveaux de coopération intra-groupe. En revanche, un degré d'apparentement similaire aussi bien à l'intérieur qu'entre les groupes conduit à de trop faibles bénéfices de *fitness* indirecte pour favoriser les comportements coopératifs entre membres du groupe.

Un pré-requis à l'émergence de la sélection de parentèle est la capacité des individus à discriminer entre des apparentés et des non-apparentés (Grafen 1990). Quatre mécanismes permettent actuellement d'apprécier la reconnaissance de parentèle (Cadre 3).

Cadre 3 : Mécanismes de reconnaissance de parentèle.

Distribution spatiale : si les apparentés sont distribués de façon prédictible dans l'espace, le népotisme (les apparentés sont favorisés) se réalise en réponse au comportement spécifique lié à la localité spatiale (e.g. Beecher 1991).

Familiarité via une association antérieure : apprentissage social entre les individus apparentés, pendant une période plus ou moins longue (en générale juste après la naissance) (e.g. Kareem & Barnard 1982).

Assortiment phénotypique : un individu apprend ses propres caractéristiques phénotypiques (odeur, aspect, vocalisation...), ou celles d'individus apparentés, et il assortit, compare ce "bouquet phénotypique" appris à celui d'un individu potentiellement apparenté pour en estimer le lien génétique (e.g. Holmes 1986).

Reconnaissance allélique ou effet barbe verte : mécanisme de reconnaissance très rare qui se produit quand des gènes entraînent un unique effet phénotypique (e.g. une barbe verte) capable, aux porteurs de ces gènes, de se reconnaître des autres individus (e.g. Keller & Ross 1998).

L'**altruisme réciproque** ou "réciprocité à coût-comptant" (Trivers 1971) favorise la coopération entre deux individus quand l'un prodigue des actes altruistes envers l'autre et que les rôles d'altruiste et de receveur/bénéficiaire s'inversent dans le temps (Axelrod & Hamilton 1981). Les comportements altruistes sont associés à des coûts pour l'individu altruiste (temps, énergie, risque de blessure, représailles...) et à des bénéfices pour l'individu qui les reçoit (accès à une ressource limitée, meilleure survie...). Puisque les bénéfices pour le receveur/bénéficiaire sont supposés être plus importants que les coûts prodigués par l'altruiste, les deux individus augmentent leur valeur adaptative avec le temps, même si les individus ne sont pas apparentés génétiquement. Le receveur/bénéficiaire d'actes altruistes, en "repayant" de tels comportements, peut prodiguer (i) soit les mêmes actes, c'est la réciprocité (e.g. un cri d'alerte pour un cri d'alerte) ou (ii) des actes différents, c'est l'inter-change (e.g. un toilettage pour un cri d'alerte) (Hemelrijk 1990).

Néanmoins, la coopération par altruisme réciproque est une stratégie "fragile" par suite de défection de l'un des individus et celle-ci n'a pu évoluer que dans certaines conditions qui permettent de lutter contre les égoïstes (Axelrod & Hamilton 1981). Les cas réellement démontrés d'altruisme réciproque sont très rares (e.g. Fisher 1980, Wilkinson 1984) et limités à certains comportements (Clutton-Brock 2002).

Les bénéfices individuels ou bénéfices "d'intérêt propre" : il peut être avantageux pour un individu de coordonner ses comportements ou de coopérer avec les autres membres du groupe (Brown 1983, Kokko et al. 2001), mais les conséquences de tels comportements sur la *fitness* des individus en interaction peuvent être neutres, négatives ou positives par simple



coïncidence, alors que les conséquences de tels comportements sur la *fitness* de l'individu sont bénéfiques et immédiates (Dugatkin, 1997). Dans ce cas précis, un individu exploite les autres individus et (i) cette interaction se rapproche du parasitisme, ou (ii) cette interaction peut être considérée comme un sous-produit du mutualisme (Clutton-Brock 2002). Dans tous les cas, les comportements individuels sont maximisés et sélectionnés pour leur propre valeur adaptative immédiate, sans tenir compte des effets sur les autres individus.

Pour bien comprendre ces trois voies évolutives qui peuvent être à l'origine de comportements coopératifs entre les individus, prenons un exemple chez le sanglier. Imaginons une femelle, la femelle B, âgée d'un an, mature sexuellement mais qui ne se reproduit pas la première année et "préfère" rester dans son groupe natal. Là, elle prodigue des soins à 6 jeunes nés d'une femelle A, soins désignés alors d'allo-parentaux. Ceux-ci peuvent être qualifiés de comportements coopératifs.

Que prédisent les trois théories sur l'émergence de tels comportements coopératifs?

- D'après la théorie de la sélection de parentèle, ces comportements ont pu évoluer à condition que les jeunes partagent des gènes en commun avec la femelle B. Dans ce cas, la femelle B augmente sa *fitness* indirecte (gain indirect estimé = $6 * \text{coef. de parenté entre elle et les jeunes}$), mais diminue sa *fitness* directe car elle ne se reproduit pas (coût estimable = $\text{nb de jeunes si elle s'était reproduit} * \text{coef. de parenté entre elle et ses jeunes}$).

Si la femelle A est également la mère de la femelle B (structure matriarcale), la théorie de la sélection de parentèle prédit que de tels comportements de soins allo-parentaux peuvent se développer à condition que le nombre de jeunes, issus d'une hypothétique 1^{ère} portée de la femelle B, est inférieur à 4. Si cette femelle peut en avoir au minimum 4, se lancer dans un épisode reproductif, pour la femelle B, est la meilleure trajectoire sociale. Si elle en a moins de 4, il est alors plus avantageux pour elle de coopérer¹.

- D'après la théorie de l'altruisme réciproque, ces comportements ont pu évoluer à condition que les efforts prodigués par la femelle B lui soient rendus dans le futur (ici l'année suivante). Dans ce cas, la femelle B doit survivre l'année suivante tout comme la femelle A ou sa descendance. Il faut également que l'année suivante, la femelle B se reproduise et que la femelle A, ou des jeunes femelles (sur qui la femelle B a prodigué des soins l'année d'avant), donnent soit des soins à leur tour aux jeunes issus de la femelle B, soit procurent d'autres avantages à la femelle B (e.g. les jeunes femelles et la femelle B forment un nouveau groupe et se séparent de la femelle A). De tels comportements altruistes peuvent émerger si toutes ces conditions sont respectées. Toutefois, un environnement instable, comme par exemple une forte pression de prédation, ne favorise pas de tels comportements (Axelrod & Hamilton 1981).

- D'après la théorie des bénéfices directs, de tels comportements ont pu évoluer à condition que la femelle B augmente sa valeur adaptative immédiate en prodiguant des soins allo-parentaux. De tels comportements peuvent lui entraîner les bénéfices suivants (liste non exhaustive) : augmentation de sa survie (effet dilution), de sa capacité à élever des jeunes, de ses chances futures de participation à la reproduction, d'éviter d'être exclue du groupe par la femelle A... Si la valeur adaptative des comportements, associée aux soins allo-parentaux, amène une augmentation des bénéfices individuels pour la femelle B, alors de tels comportements pourront être sélectionnés².

La suite de cette partie n'a pas l'ambition d'identifier et d'expliquer le mécanisme qui entraîne la coopération chez le sanglier, mais d'essayer de faire un pas vers la compréhension de l'évolution de ces comportements coopératifs. Néanmoins, ces aspects seront repris dans la discussion finale avec les informations obtenues dans le chapitre 3.

¹ L'estimation des coûts et bénéfices est, ici, un peu simpliste, car elle ne prend pas en compte les survies différentielles.

² Pour d'autres exemples récents de comparaison entre les trois voies évolutives, voir par exemple Widdig (2002) et Silk et al. (2004).



Chez les sangliers, la première des trois trajectoires sociales (Cahan et al. 2002) diffère, suivant les sexes, après le sevrage, entraînant une asymétrie de dispersion comme chez la plupart des mammifères (Greenwood 1980) : les mâles se dispersent (Mauget 1980) en quittant le groupe, les femelles, elles, ont tendance à être philopatriques¹ et restent dans leur groupe natal (Mauget 1980, Boitani 1994) (Chapitre 2.2). Cependant, comme le souligne Gabor et al. (1999) les observations sur des femelles marquées restent des cas épars et le lien génétique entre les femelles n'est souvent qu'une supposition.

Il n'empêche qu'au moins deux constats, obtenus dans la littérature et au chapitre 1.2 permettent d'étayer les hypothèses d'un lien génétique entre les adultes et les *yearlings* dans les groupes :

- l'observation fréquente de groupe constitué de deux classes d'âge (41% dont 34% avec une structure matrilineaire et 7% avec une structure multi-femelles, N= 684), indiquant soit que les *yearlings* quittent le groupe natal pour rejoindre d'autres femelles adultes (phénomène très rarement observé chez les ongulés (Clutton-Brock & Albon 1985)) ou soit, d'une façon plus parcimonieuse, que les *yearlings* restent dans leur groupe natal.

- l'observation fréquente chez le sanglier, mais également chez les autres suidés (Jensen et al. 1999), de comportements alloparentaux : (i) de type gardiennage (Dardaillon 1984, Delcroix et al. 1985, fréquemment observés dans la population étudiée ici), (ii) d'allaitement de jeunes non directement apparentés, nommés généralement par son mot anglais *allosucking* (Delcroix 1989, jamais observés dans la population étudiée ici) et (iii) d'adoption (Janeau et al. 1988, Delcroix 1989, observés une seule fois dans la population étudiée ici²). Le meilleur mécanisme évolutif pour expliquer la fréquence élevée de soins allo-parentaux chez le sanglier est probablement la sélection de parentèle, entre individus apparentés.

A partir de l'ensemble des observations des différents groupements suivis sur le long terme, le premier objectif de cette partie est de tester l'hypothèse que la structure matrilineaire ou maternelle est, en réalité, une structure matriarcale, i.e. que toutes les femelles possèdent un lien génétique entre elles.

Si cette hypothèse se vérifie cela signifie que les femelles s'unissent à partir d'une relation génétique et non, exclusivement, de façon aléatoire ou sur des relations préférentielles (**prédiction 1**).

Des laies plutôt cochonnes... ? Si la prédiction 1 se vérifie, i.e. si l'organisation sociale est de type matriarcal, un lien génétique existe entre les femelles du groupe. Néanmoins le degré de proximité génétique, nommé généralement *r*, entre les femelles du groupe peut varier et ces variations peuvent avoir des conséquences sur l'organisation sociale, notamment si la sélection de parentèle favorise la coopération entre les individus (von Horn et al. 2004). Dans ce cas, les groupes constitués avec des femelles au lien génétique élevé seront plus stables, avec des comportements coopératifs plus importants (Wahaj et al. 2001, Hardling et al. 2003), que les groupes composés de femelles au lien

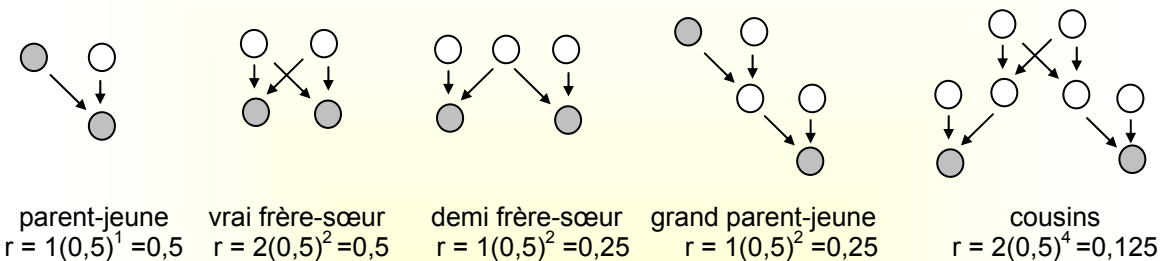
¹ Le terme philopatrique employé ici et dans la suite de ce manuscrit, désigne le concept social signifiant une fidélité à un groupe et non le concept plus écologique de fidélité à un lieu (Lefebvre et al. 2003).

² Dans le groupement 17, les individus 5 et 7 adoptent cinq jeunes dont la femelle 14.

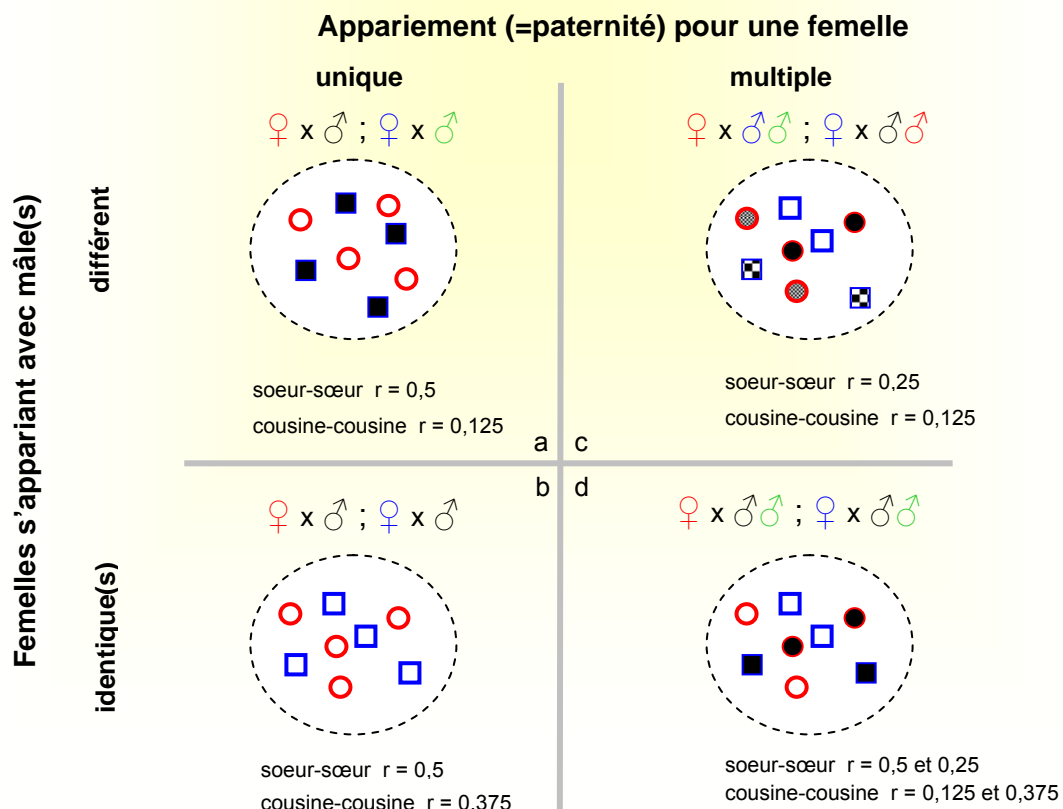
génétique faible ou nul. Le degré d'apparentement entre deux individus varie en fonction des individus parents (Cadre 4).

Cadre 4 : Coefficient de parenté entre individus (diploïde) et entre femelles d'un même groupe

1. Le coefficient de parenté (ou degré d'apparentement) entre deux individus est fonction du nombre de parents (p) en commun et du nombre de connections généalogiques (g) qui sépare les individus. De façon générale, le coef. de parenté se calcule par la formule : $r = \sum p(0,5)^g$



2. Coefficient de parenté entre sœurs (vrai/demi) et cousines, dans un groupe où deux femelles (deux sœurs ou une mère et sa fille) se reproduisent. Quatre situations (a, b, c et d) peuvent apparaître.



Dans le cas d'une structure matriarcale, deux mécanismes peuvent entraîner une variation dans le degré d'apparentement entre les femelles. Le premier, inhérent au mécanisme de transmission, est le nombre de génération (F1, F2, F3...) entre les femelles du groupe. A chaque génération, le degré



entre toutes les femelles diminue d'un facteur propre à la taille du groupe (von Horn et al. 2004). Le second mécanisme dépend de la paternité à l'intérieur des groupes (Cadre 4). En fonction du nombre de mâles qui s'apparient avec les femelles du groupe, plus ou moins trois stratégies peuvent se présenter :

(a) un mâle, pour chaque génération, s'accouple avec une femelle du groupe (Cadre 4, situation a), dans ce cas les descendantes de deux portées différentes, et pour une génération donnée, ne sont reliées que par leur mère (structure matriarcale) ;

(b) un mâle, pour chaque génération s'apparie avec toutes les femelles du groupe (Cadre 4, situation b), les descendantes de deux portées différentes, et pour une génération donnée, sont alors reliées par leur mère (structure matriarcale) mais également par leur père ;

(c) plusieurs mâles, pour chaque génération, s'apparient avec une femelle du groupe (Cadre 4, situation c), dans ce cas les descendantes d'une portée, pour une génération donnée, sont des demi-sœurs ($r = 0,25$) reliées uniquement par la mère.

En plus de ces trois stratégies, tous les cas intermédiaires peuvent se présenter, notamment la situation (d) (Cadre 4). Donc en fonction de la paternité, i.e. du système d'appariement que choisissent les femelles du groupe, les liens génétiques qui les relient à leur descendance peuvent augmenter ou diminuer par rapport à une transmission "classique".

Les stratégies (b et d) sont peu probables si l'on considère le groupe dans son intégralité, car des synchronisations dans les parturitions se réalisent par classe d'âges (Chapitre 3.1), et celles-ci sont décalées dans le temps. Pour que ces scénarii se vérifient alors le mâle devrait rester dans le groupe, et "faire du gardiennage de femelles" ; ce qui ne semble pas le cas (dans le cas inverse, les structures multi-sexe seraient beaucoup plus souvent observées¹ (Chapitre 1.1)). Les deux autres stratégies sont plus plausibles et il n'est pas exclu qu'elles puissent être, dans certaines conditions (e.g. populations différentes, disponibilité alimentaire, facteurs sociaux), chacune évolutivement stable (Ross 2001). Cependant la paternité multiple n'a jamais été montrée chez le sanglier mais fortement supposée par Gabor et al. (1999) chez *Sus scrofa*².

Le deuxième objectif de cette partie est de tester l'hypothèse, à partir d'échantillons d'ADN prélevés sur des individus tués à la chasse, que les femelles peuvent s'apparier avec plusieurs mâles et avoir, ainsi, dans une même portée, des jeunes de pères différents.

Si la paternité multiple se vérifie dans cette population, la stratégie d'appariement qu'adopte chaque femelle, pour maximiser sa *fitness*, devrait être dépendante de facteurs sociaux, mais également de caractères phénotypiques. Les données recueillies ne permettent pas d'explorer l'influence des facteurs sociaux dans la stratégie d'accouplement que choisit une femelle (récolte d'individus à la chasse). Une femelle, en bonne condition physique, généralement corrélée au poids chez les ongulés (Côté & Festa-Bianchet 2001b), devrait adopter une stratégie d'appariement multiple

¹ Toutefois, je n'exclus pas la possibilité de telles stratégies pour les groupes uni-âge et surtout pour les groupes uni-yearlings.

² Barrett (1978) a observé des accouplements multi-mâles pour une même femelle chez les porcs sauvages d'Amérique, tout comme Sommer et al. (1995) chez les phacochères (*Phacochoerus aethiopicus*). Hampton et al. (2004) indiquent et trouvent (Spencer & Hampton, données non publiées) une multi-paternité chez *S. scrofa* dépendante des populations étudiées.



plus souvent que celles de faible corpulence. Ainsi si la paternité multiple se vérifie, cette stratégie devrait être plus fréquente chez les femelles de poids important (**prédiction 2**).

IV. 1 METHODES

Relation entre les femelles. A partir du suivi des groupes par observation visuelle ou par capture, il est possible d'établir une relation entre les individus, relation qui peut être de type aléatoire (un individu se trouve de façon conditionnelle avec un autre individu), de type préférentiel (un individu préfère "être" avec un autre individu) ou de type génétique. Bien sûr, une relation aléatoire ou préférentielle entre deux individus n'exclut pas l'existence d'un lien génétique entre ces mêmes individus.

Quand une femelle reproductrice (**Matériel & méthodes**) est (i) capturée avec des jeunes dans un piège et/ou (ii) vue, à plusieurs reprises, avec des jeunes, il est possible d'en déduire une relation (aléatoire, préférentielle ou génétique) entre cette femelle et ces jeunes. Aussi, 5 scénarii peuvent être envisagés :

- (1) si la femelle vit seule, sans autres femelles adultes ou *yearlings*, l'interprétation la plus parcimonieuse de ce phénomène est que celle-ci soit la mère des jeunes. Le lien est alors de type génétique (scénario A).
- (2) si la femelle vit avec une ou plusieurs autres femelles non-reproductrices (**Matériel & méthodes**), elle peut être considérée comme étant la mère des jeunes. Le lien est alors de type génétique (scénario B).

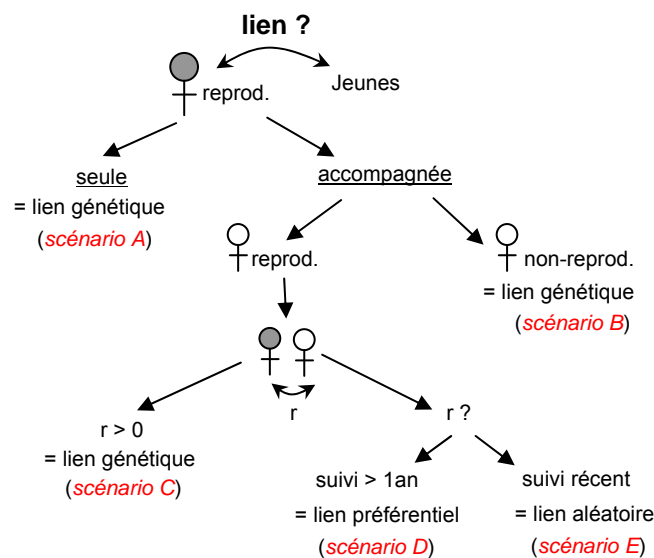


Figure 16 : Schéma représentant les cinq scénarii envisagés pour connaître le lien entre une femelle et des jeunes. (reprod. est l'abréviation de reproductrice et r désigne le coefficient de parenté). *Model that represents the five scenarios use for announce the link between one female and young individual. (reprod. is the abbreviation of reproductive and r is the kin degree).*

La femelle vit avec une ou plusieurs autres femelles reproductrices, trois possibilités apparaissent :

- (3) si les femelles qui se sont reproduites sont suivies depuis plus d'un an et des liens de type (grand) mère-fille (issus des scénarii A ou B), sœur-sœur ou cousine-cousine sont établis entre elles, alors il existe un lien génétique entre la femelle et les jeunes (scénario C).
- (4) si les femelles qui se sont reproduites sont suivies depuis plus d'un an mais qu'aucun lien génétique n'est établi entre elles, alors le lien entre la femelle et les jeunes est caractérisé de préférentiel (scénario D).



- (5) si les femelles qui se sont reproduites sont suivies de manière récente, *i.e.* aucune "histoire individuelle" n'est connue, alors le lien entre la femelle et les jeunes est défini d'aléatoire (scénario E). Lors de la 1^{ère} année de suivi d'un groupement, les femelles étant pour la plupart inconnues (excepté les groupements 5 et 17), les femelles du groupe sont classées en lien aléatoire et donc le lien femelle-jeunes d'aléatoire également (scénario E₁).

A partir de la description des 17 groupements étudiés sur une ou plusieurs années (Figure 13), il est possible de quantifier chacun des cinq scénarii (le nombre d'observations de chaque scénario est représenté par sa lettre ; *e.g.* B indique le nombre de cas où le scénario B est observé) (Figure 16). Aussi en formulant l'hypothèse que "les jeunes capturés en même temps, dans un même piège, sont apparentés génétiquement", il est possible d'analyser la relation prépondérante entre les femelles et les jeunes et donc d'étudier, à terme, l'évolution des liens entre les femelles. Quatre prévisions, regroupées dans le Tableau 14 peuvent être émises. Chaque prévision est valide, si les (in)égalités qui lui correspondent sont vérifiées.

Tableau 14 : Inégalités et égalités permettant de vérifier les quatre prévisions faites pour tester la relation prépondérante unissant les femelles. Les lettres de A à E représentent le nombre d'occurrence des cinq scénarii (c.f. texte pour des détails sur les scénarii). *Inequality and equality that are using for tested the four predictions on the female's relationships. Capital letter indicated the number of occurrence of the five scenarios (c.f. text for scenarios details).*

| Vérifications | Prévisions | | | |
|---------------|----------------------------------|------------------------------|----------------------------|-----------------------|
| | solitaire | répartition aléatoire | répartition préférentielle | répartition génétique |
| | vs | vs | vs | vs |
| | vivre en groupe | répartitions autres | répartition génétique | répartitions autres |
| Inégalité | $A > (D + C + E)^a$ $A > B^b$ | $\sum (E_i / n) > (D + C)^c$ | $D > C$ | $C > D + E$ |
| Egalité | | $E_1 = \sum (E_i / n)$ | | |

Note:

^a une femelle préfère "être solitaire" que vivre dans un groupe avec des femelles reproductrices.

^b une femelle préfère "être solitaire" qu'être dans un groupe avec des femelles non-reproductrices.

^c E_i nombre de groupe au lien aléatoire à l'année i ; n nombre d'années avec des groupes au lien aléatoire excepté la 1^{ère} année.

Pour évaluer quelles inégalités se vérifient, les effectifs minimums pour atteindre une significativité à 5% sont calculés pour chaque cas selon une distribution binomiale en utilisant le module puissance de test du logiciel Statistica. Ces effectifs attendus sont ensuite comparés aux valeurs observées à partir d'un test de Fischer : une différence significative indique que l'inégalité ne se vérifie pas, l'absence de différence entre les valeurs théoriques et observées valide l'inégalité à 5%. L'égalité ne peut pas se tester par cette méthode, mais elle est vérifiée en comparant les effectifs observés à une distribution binomiale (une différence significative indique alors que l'égalité n'est pas respectée).

Stratégie d'appariement des femelles. Entre novembre 2001 et février 2002, les portées de 14 femelles gestantes tuées à la chasse sont récupérées. Parmi celles-ci, sept proviennent de femelles multipares et la sexe-ratio a pu être déterminée pour 12 portées. 100 ADN génomiques sont extraits (86 ADNg de fœtus et 14 ADNg des mères respectives), à partir des tissus d'oreille, préalablement préservés dans l'éthanol, en utilisant un kit d'extraction sur colonne (Qiagen). Neuf marqueurs microsatellites polymorphes (Tableau 15) sont sélectionnés à partir de la banque de données (www.genome.iastate.edu) disponible chez le porc domestique (*Sus scrofa domestica*). Neuf marqueurs microsatellites sont utilisés



pour estimer la paternité des fœtus des treize premières portées, et sept marqueurs microsatellites pour les fœtus de la portée 14. Les allèles des microsatellites sont amplifiés par réaction de polymérisation en chaîne (PCR) en utilisant des paires de primer fluorescent. Un primer (R) de chaque locus est caractérisé par une couleur (Tableau 15). Environ 1 μ L d'extraction d'ADN est additionné aux 9 μ L de la mixture à PCR, qui contient 2,5 mm $MgCl_2$, 10 μ m de chaque primer, 5 mm de dNTPs, 1 μ L du tampon Qiagene 10X (50 mm KCl, 10 mm Tris-HCl, 0.1% TritonX-100, pH 9.0), 1 unité de Taq polymérase (Sigma) et H_2O en qsp. Toutes les amplifications sont réalisées en simplex (un seul microsatellite à la fois) par un thermocycleur (Biometra) selon le profil d'amplification suivant : une dénaturation initiale à 94°C pendant 5 min, suivi par 35 cycles comportant 15s à 94°C; 15s à X°C (avec X qui varie entre 53°C et 65°C, Tableau 15) ; 30s à 72 °C, et une dernière étape d'élongation à 72°C pendant 10min. Les résultats de la PCR sont visualisés à partir d'un séquenceur d'ADN automatique (ABI 310) en utilisant un marqueur de taille interne (ROX 500). L'utilisation du séquenceur automatique est faite en collaboration avec Maud Silvain au CNRS de Gif-sur-Yvette. La taille des allèles est déterminée en utilisant le logiciel Genescan (version 2.1).

Tableau 15 : Caractéristiques des neuf loci microsatellites utilisés pour inférer la paternité des 14 portées.
Characteristics of nine microsatellites loci used to infer parentage in the 14 litters.

| | Couleur | Taille | Ta | Allèle | Ho | He | Exclu(1) | Exclu(2) |
|-------------|---------|---------|-------|--------|-------|-------|----------|----------|
| S0005 | bleu | 205-260 | 58 | 12 | 0.950 | 0.893 | 0,630 | 0,774 |
| SO121 | bleu | 162-182 | 55 | 9 | 0.728 | 0.825 | 0,483 | 0,657 |
| S0178 | bleu | 110-125 | 58 | 6 | 0.880 | 0.712 | 0,293 | 0,464 |
| S0227 | noir | 226-256 | 55 | 4 | 0.230 | 0.276 | 0,038 | 0,130 |
| SW122 | noir | 110-122 | 55 | 8 | 0.525 | 0.608 | 0,216 | 0,394 |
| S0002 | noir | 190-219 | 62 | 10 | 1.000 | 0.826 | 0,487 | 0,660 |
| SO226 | vert | 182-205 | 55 | 6 | 0.450 | 0.503 | 0,129 | 0,259 |
| SW240 | vert | 95-115 | 55 | 7 | 0.830 | 0.807 | 0,432 | 0,609 |
| IGF1 | vert | 189-217 | 58 | 6 | 0.770 | 0.798 | 0,421 | 0,600 |
| Combinaison | | | moy : | 7, 67 | | | 0,985 | 0,999 |

Ta : température annealing, Ho : hétérozygotie observée, hétérozygotie théorique

Exclu (1) : Probabilité d'exclusion pour les locus du 1^{er} parent

Exclu (2) : Probabilité d'exclusion pour les locus du 2^{ème} parent (avec l'estimation du 1^{er} parent)

L'héritage des loci microsatellites autosomiques étant bi-parentale, l'un des deux allèles provient de la mère et l'autre du père. Connaissant les deux allèles maternels, l'identification des allèles paternels se fait par inférence aux génotypes des jeunes. En fonction du nombre d'allèles paternels détectés, une portée est classée en paternité simple (\leq deux allèles paternels à chaque locus) ou en paternité multiple ($>$ deux allèles paternels à $>$ un locus). Pour éviter une mauvaise identification paternelle résultant d'une erreur génotypique ou d'une erreur de lecture de profil, les paternités multiples sont ignorées si les détections de celles-ci sont réalisées uniquement sur la base d'un seul locus par portée.

La diversité génétique est mesurée à partir du nombre d'allèles par locus, de l'hétérozygotie observée (Ho) et théorique (He) en utilisant le logiciel Cervus (Marshall et al. 1998). Des tests de permutation sont effectués pour savoir si la paternité (simple ou multiple) influence la sexe-ratio et la taille de la portée. Le lien entre la paternité et la parité (primipare ou multipare) est recherché par un test de Fisher. Enfin, une régression logistique (lien logit) est appliquée pour savoir si la paternité dépend du poids de la mère (le poids utilisé, ici, est le poids vidé des femelles).



IV. 2 RESULTATS

Relations entre les femelles. Soixante-deux groupes sociaux, découlant des dix-sept groupements familiaux sont utilisés pour étudier la structure sociale (Figure 13). Les inégalités 1 et 2 ne sont pas vérifiées au seuil des 5% (Figure 17) ; une femelle préfère donc se rassembler avec d'autres femelles, reproductives ou non, que de vivre seule avec ses jeunes. Cependant une femelle préfère se répartir en fonction des liens qu'elle possède avec les autres femelles (inégalité 4 non vérifiée au seuil de 5%, Figure 17) que de manière aléatoire (égalité 3 : $p = 0,0056$, $N = 14$).

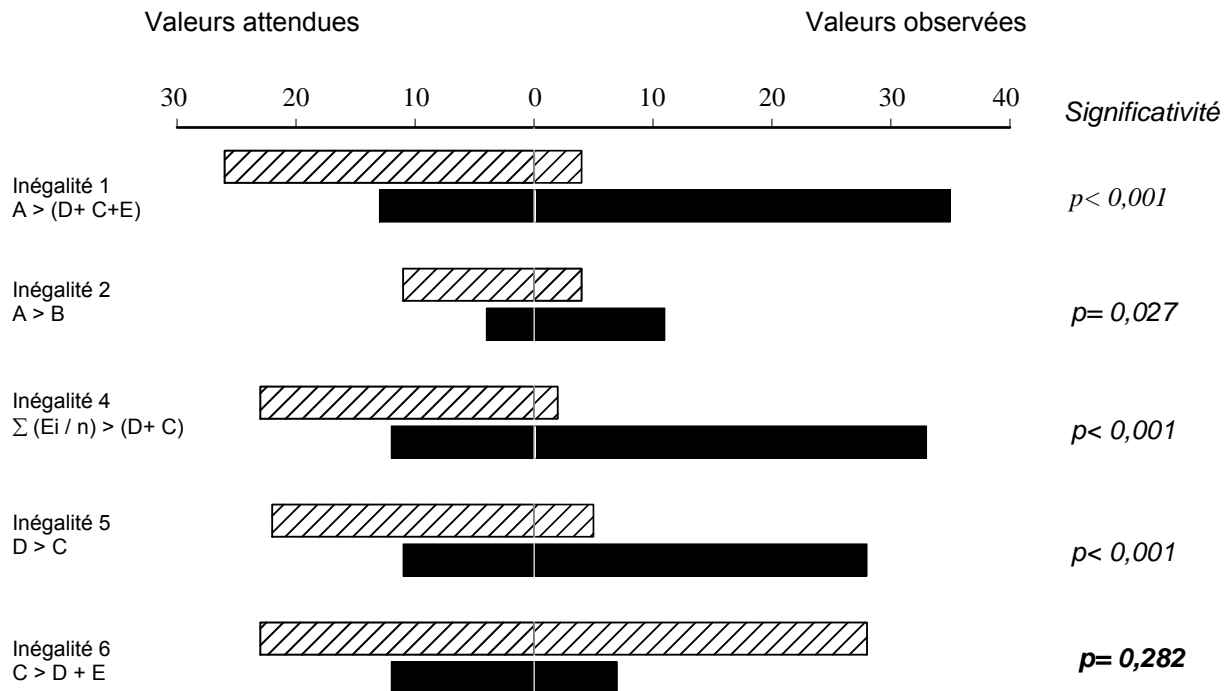


Figure 17 : Comparaison des valeurs attendues et observées, en fonction des 5 inégalités testées pour étudier la structure sociale. Les colonnes rayées représentent les valeurs des termes situés à gauche de l'inégalité, alors que les colonnes pleines correspondent aux valeurs des termes situées à droite de l'inégalité. *Comparisons between expected value and observed value according to the five inequalities uses for study social structure. Striped columns show the value of inequality' left term and black columns outline the value of inequality right term.*

Les femelles sélectionnent des individus apparentés génétiquement (inégalité 6 vérifiée au seuil de 5%) plutôt que des individus présentant un lien préférentiel (inégalité 5 non vérifiée au seuil de 5%) pour constituer des groupes (Figure 17).

Note :

L'arrivée de femelles "inconnues" dans un groupe est un phénomène qui se produit seulement dans 3% des cas (2/62).

- Dans un des cas (groupement 5, Figure 13) le groupe, initialement constitué d'une femelle adulte (âge exact 4 ans, marquée jeune avec 3 autres sœurs/cousines) et de deux femelles *yearlings*, est rejoint par une femelle adulte marquée (pas plus d'informations). Les deux *yearlings* ne s'étant pas reproduites, il est probable (i) que l'association entre les femelles adultes résulte d'un besoin d'élevage coopératif (chapitre 3) et (ii) que la femelle de 4 ans s'associe non pas avec n'importe quelles femelles mais avec l'unique sœur/cousine qui lui reste (les 2 autres étant mortes par la chasse).

- Dans le second cas (groupement 15), la femelle 38 (Figure 14), se sépare de la femelle 37 et des jeunes femelles adultes 34-36, pour rejoindre une autre femelle adulte et une femelle *yearling*. Aucun élément ne permet d'expliquer cette séparation et le lien qui unit entre elles, les femelles adultes du nouveau groupe.



Enfin, trois autres cas d'associations entre femelles sont observés (deux dans les groupements 13-14 et 1 entre les groupements 11 et 12) pendant la période d'élevage, et méritent d'être décrits. Dans les groupements 13-14, la première association concerne une femelle adulte (nommée 100) qui se joint aux deux autres femelles (62 et 63) fondatrice des deux groupes, mais toutes ces femelles sont génétiquement liées ($r_{100-63} = 0,46 \pm 0,19$; $r_{62-63} = 0,39 \pm 0,35$; $r_{62-100} = 0,05 \pm 0,24$; **données non publiées**). La deuxième association dans ce groupe concerne la femelle 64 (fille de la femelle 62) qui rejoint pour élever ses jeunes, la femelle 100 et la fille de 4 ans de la femelle 63. Finalement, le 3^{ème} cas est plus "spectaculaire" car l'association se fait entre la femelle 32 (âgée de 3 ans) du groupement 12 et la femelle (nommée 99, âgée de 4 ans) du groupement 11. Ces groupements, avant l'association, sont suivis depuis deux ans et aucune information, hormis de vivre sur le même secteur et d'être souvent localisés proches, ne permet de prévoir celle-ci. Néanmoins un lien génétique existe entre la femelle 99 et les descendants (27-28-29 et 30) de la femelle 32 (celle-ci ayant mystérieusement disparue) supposant que les groupements 11 et 12 ont un ancêtre commun assez proche (Figure 13).

Stratégie d'appariement des femelles. Les paramètres de diversité génétique sont présentés dans le [Tableau 15](#). Une paternité multiple est détectée dans 10 (71,43%) des 14 portées étudiées. Les fréquences observées entre les paternités multiples et simples ne diffèrent pas significativement d'une répartition binomiale ($p = 0,0611$). Cinq portées présentent plus de 2 allèles paternels sur deux des neuf locus indiquant une paternité par deux mâles différents et les cinq autres portées (35,71%) possèdent jusqu'à quatre allèles paternels différents sur au moins trois (max : 6) des neuf locus, indiquant une paternité par, au minimum, deux mâles différents. La taille et la sexe-ratio de la portée ne semblent pas être influencées par la stratégie d'appariement qu'adopte la femelle (significativités respectives : $p = 0,846$ et $p = 0,143$). Le lien entre la stratégie d'accouplement que choisit une femelle et sa parité n'est pas significatif ($p = 0,441$). Le poids ne semble pas lié à la stratégie d'appariement ($r^2 = 0,18$; $p = 0,67$).

Note :

5 des 14 femelles sont connues avant leur mort à la chasse et parmi elles trois sont génétiquement apparentées (groupement 10), puisque l'une est la mère (47) des deux autres (l'une, la 49, a un an de plus que l'autre). Bien que les deux plus vieilles femelles (47 et 49) vivent encore ensemble, l'une n'est fécondée que par un mâle (49) et l'autre par plusieurs (47), la portée de la troisième présente, quant à elle, un nombre important de locus à paternité multiple. Néanmoins aucune n'est fécondée par le(s) même(s) mâle(s)...

IV. 3 DISCUSSION

Les relations qui existent entre les femelles de chaque groupe, relations de types génétique et non d'aléatoire ou préférentiel, valident la prédiction avancée et vérifient les suppositions faites par Maugé (1980) et Boitani et al. (1994). Les femelles s'associent donc entre individus apparentés pour former les groupes.

Comment les femelles se reconnaissent entre-elles ?

Une reconnaissance de parentèle, par assortiment phénotypique, entre individus qui ne se sont probablement jamais rencontrés, peut être envisagée (c.f. note sur les associations entre 64-100 et 32-99). La reconnaissance par assortiment phénotypique ([Cadre 3, p.66](#)) rend alors moins probante, voire exclut, une reconnaissance par un mécanisme de familiarité ou un mécanisme de distribution spatiale (les sangliers, bien qu'occupant un domaine vital restreint ([Boitani et al. 1994, Chapitre 3.4](#)), ne sont pas des animaux territoriaux ([Gabor et al. 1999](#))).

De telles associations (64-100 et 32-99) entre femelles apparentées, n'ayant jamais vécu antérieurement ensemble, sont des constats importants, car très rarement observées chez les mammifères ([Lefebvre et al. 2003](#)), excepté pour les espèces caractérisées par une structure de type fusion-fission ([Whitehead et al. 1991, Holekamp et al. 1997, Henzi et al. 1997, Kerth & König 1999](#)).



Bien que **toutes les femelles d'un même groupe soient apparentées génétiquement**, le degré de parenté entre celles-ci est variable et dépendant du système d'appariement qu'adoptent les femelles. En effet, les femelles peuvent soit s'accoupler avec plusieurs mâles, entraînant alors une multi-paternité entre jeunes d'une même portée, soit adopter une stratégie ayant pour conséquence une mono-paternité entre jeunes d'une même portée. Plus les femelles d'un même groupe adoptent une stratégie d'appariement multiple et plus le degré de parenté future, entre les femelles, diminue.

Quant à savoir pourquoi les femelles d'une population, d'un même groupe, adoptent l'une ou l'autre des stratégies, les résultats obtenus ici ne cautionnent aucun élément de réponse (voir pour une revue [Jennions & Petrie 2000](#)). Et à la question de savoir à qui (ou plutôt à quelles femelles, mère/mère, mère/filles, filles/filles) profite l'une ou l'autre des stratégies dans un groupe, seuls des modèles théoriques très élaborés ([Hardling et al. 2003](#)) peuvent y répondre, en prenant en compte à la fois la(les) stratégie(s) adoptée(s), la possibilité que la stratégie pour une femelle dépende de celle adoptée par une autre ([Emlen 1995](#)), mais également de la sexe-ratio des jeunes, de l'âge des femelles ([Lefebvre et al. 2003](#)) et de leur nombre dans le groupe ([Ross 2001](#)).

Les femelles étant apparentées, la sélection de parentèle peut émerger et ainsi favoriser la coopération entre elles et entre les individus de leur descendance. Dans ce cas, plus l'apparentement est élevé, plus le groupe sera stable et plus la coopération entre ces femelles sera élevée ([Wahaj et al. 2001](#), [Hardling et al. 2003](#)).

Comment favoriser la coopération entre les femelles *yearlings* ?

- Pour augmenter la probabilité que les femelles *yearlings* coopèrent entre elles, leurs mères doivent se reproduire avec le moins de mâles possible¹. Dans le cas inverse, si les femelles d'une même portée (ou d'un même groupe) sont issues de pères différents, le degré de parenté entre celles-ci décroît fortement. Il s'en suit que même si le mécanisme de sélection de parentèle est encore possible, la coopération devrait être moins forte et le groupe plus instable ([Emlen 1995](#)).

- Un autre facteur de coopération (ou à l'inverse d'instabilité) entre les femelles *yearlings* peut être la présence (ou à l'inverse l'absence) des matriarches ([Chapitre 2.2](#)). En effet, dans les groupes où les mères (les matriarches) sont encore présentes, le degré de parenté totale entre les femelles est important et donc propice à l'émergence de comportements coopératifs entre les *yearlings*. En revanche, dans les groupes où les matriarches ne sont plus présentes (mortes ou ayant quitté le groupe), le degré de parenté diminue et aucun individu "unit" alors les différentes femelles *yearlings* ([Oi 1988](#), [Ménard & Vallet 1993](#)). Quelques observations ([Janeau et al. 1988](#)), faites sur le sanglier où les matriarches disparaissent, semblent confirmer l'importance de ce facteur dans la stabilité sociale.

La stratégie d'appariement adoptée par une femelle, pour maximiser sa *fitness*, ne semble dépendre ni du poids, ni de la parité de celle-ci, invalidant la prédiction établie. Les femelles en bonne condition physique ne sont pas forcément celles qui s'apparient avec plusieurs mâles, contrairement

¹ Le cas optimal est qu'un même mâle se reproduise avec toutes les femelles du groupe ([Cadre 4, cas b](#))



au pattern généralement retrouvé chez les oiseaux (Hoi-Leitner et al. 1999). Toutefois comme le souligne Wolff & MacDonald (2004), les origines et les bénéfices d'appariements multiples chez les mammifères doivent être différents des autres vertébrés¹. Bien que non significative, l'absence de relation entre la stratégie d'appariement adoptée par une femelle, et aussi bien la taille que la sexe-ratio de la portée, doit être interprétée prudemment. En effet, chez certains mammifères polytoques, la paternité multiple est liée à un plus fort succès reproducteur (estimée par la taille de portée à la parturition ou au sevrage) (e.g. Hoogland 1998, Kraaijeveld-Smit et al. 2002, mais voir également Wolff & MacDonald 2004). Quant à la relation entre la sexe-ratio et la stratégie d'appariement elle n'a, à ma connaissance (encore) jamais été montrée chez les mammifères (contrairement aux oiseaux, e.g. Kondeur et al. 1997), mais elle est fortement soupçonnée (Kraaijeveld-Smit et al. 2002).

Trois hypothèses majeures (Wolff & MacDonald 2004) permettent actuellement d'expliquer une stratégie d'appariement multiple chez les femelles de mammifères :

- (i) le "brouillage" de la paternité pour éviter des comportements infanticides des mâles. Chez le sanglier, comme une perte de portée ne déclenche pas un nouvel œstrus (Mauget 1980), cette hypothèse ne semble donc pas valable. Toutefois, c'est l'explication la plus plausible pour la majorité des mammifères.

Les deux autres hypothèses concernent les espèces où l'infanticide n'est pas présent (cas notamment de la majorité des ongulés).

- (ii) les femelles ne peuvent éviter le harcèlement sexuel des mâles ;
- (iii) une paternité multiple augmente la diversité génétique des jeunes et donc, par inférence l'*inclusive fitness* des femelles.

Les explications (ii) et (iii) non exclusives entre elles peuvent s'appliquer au cas du sanglier. Malgré tout, l'étude de la paternité chez les mammifères n'a qu'une dizaine d'années (suite aux découvertes liées à la génétique, PCR et mini-(micro)-satellites notamment) et probablement d'autres hypothèses vont apparaître...

¹ Wolff & MacDonald (2004) recensent une stratégie d'appariement avec plusieurs mâles (pas forcément synonyme de paternité multiple) pour 133 espèces de mammifères.

DISCUSSION DU CHAPITRE

Dans la population forestière d'Arc-en-Barrois, les femelles de sanglier vivent en groupe. Le groupe est habituellement composé d'une laie adulte, de deux laies de 1 an et de jeunes. L'ensemble des individus du groupe est lié génétiquement, avec un degré de parenté plus ou moins variable entre les animaux. Cependant, il peut arriver que le groupe diffère dans son organisation, principalement en fonction :

- (i) d'une absence de femelles *yearlings* liée à une mortalité des individus de cet âge, mais également à d'autres facteurs que nous étudierons dans les chapitres suivants.
- (ii) de la présence d'une ou de plusieurs autres femelles adultes apparentées.

Ainsi dans cette population, le **groupe familial** mené par une matriarche forme la base de l'organisation sociale, et le système social peut être qualifié de matriarcal (Figure 18). Le système social étant matriarcal, il en résulte une population subdivisée et structurée (Lefebvre et al. 2003)¹.

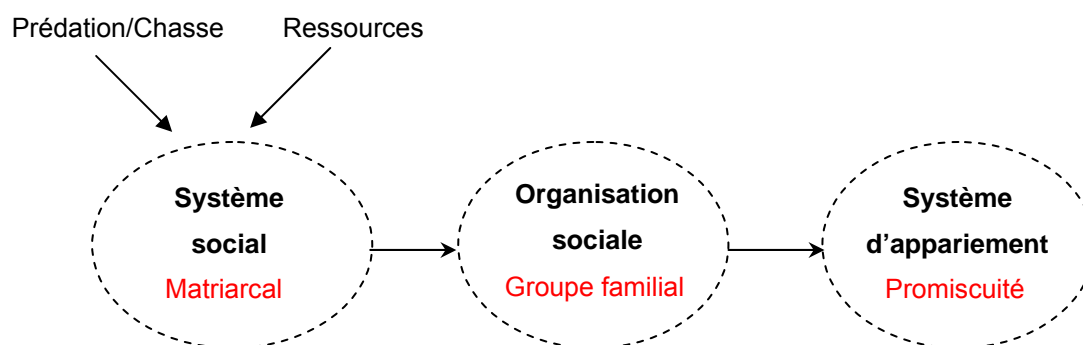


Figure 18 : Modèle socio-écologique caractérisant les sangliers de populations forestières. *Wild boar socioecology's modal in the forest population.*

Par rapport aux études antérieures réalisées en Europe sur des individus marqués (Mauget 1980, Douaud 1983, Mauget et al. 1984, Dardaillon 1988, Boitani et al. 1994, Janeau et al. 1995, Maillard 1996), les groupes de sangliers de la population d'Arc-en-Barrois se distinguent des groupes des autres populations (excepté par rapport à l'étude de Tsarev 1991) au niveau de deux paramètres sociaux :

- (i) Le premier, et le plus important, est que la base sociale n'est pas l'unité familiale (mère + jeune) mais le groupe familial (adulte + *yearlings* + jeunes).

Néanmoins, dans ces études il est cité que les jeunes de la portée précédente peuvent s'associer temporairement avec leur mère. De plus, ces auteurs indiquent que des unités peuvent s'assembler pour former un noyau social (Mauget 1980) ou une agglomération sociale (Janeau et al. 1995). Dans la population forestière d'Arc-en-Barrois ce dernier constat se vérifie à condition que les individus des deux groupes familiaux soient apparentés.

- (ii) Le deuxième concerne l'observation fréquente d'individus mâles ou femelles, d'âge variable, gravitant autour du noyau social (Mauget et al. 1984). Aucune observation de ce type n'est constatée dans la population d'Arc-en-Barrois. Toutefois, pour les groupes familiaux ayant éclatés en

¹ L'étude génétique de la population de sangliers d'Arc en Barrois, qui est en cours (ONCFS-Paris13), permettra d'indiquer le degré de cette structuration (voir également, concernant la structure génétique d'une population de *S. scrofa*, Gabor et al. 1999).



plusieurs noyaux (groupement 8 à 17), des interactions socio-spatiales plus ou moins fortes, entre les membres de chaque nouvelle entité, peuvent être constatées (e.g. individus 34-36 et les autres femelles dans le groupement 15).

Comment expliquer ces distinctions, entre les différentes populations étudiées, dans l'organisation et le système social ?

Modèle socio-écologique. Avant d'essayer de donner une explication aux variations d'ordre social constatées dans les groupes de sangliers en Europe, il est nécessaire d'indiquer que :

- (i) l'étude de Tsarev (1990), effectuée en milieu semi-liberté, dans une population forestière à Na Vorskla en Russie, à partir du suivi continu de quelques animaux, caractérise les groupes de la même façon que celle décrite dans cette étude ;

- (ii) les études effectuées dans la réserve nationale du Donña en Espagne (Braza & Alvarez 1989, Fernandez-Llario et al. 1996) à partir d'observations sur point fixe, montrent des rassemblements proches des unités familiales décrites par Mauget (1980).

La comparaison entre les études est difficile et hasardeuse car les méthodes d'échantillonnage utilisées pour répondre aux thématiques spécifiques ne sont pas les mêmes (contact visuel aléatoire ou suivi d'individus par collier émetteur, effectifs variables). La deuxième difficulté est le manque d'homogénéité dans les habitats étudiés (dunes, marais, garrigue, maquis, forêt avec des essences forestières distinctes, vignobles...). De plus, chaque habitat est soumis à un climat spécifique : océanique (étude de Mauget à Chizé), continental (sites des Dhuis et Arc en Barrois espacés de 20 km, pour les études de Douaud et celle-ci, et site de l'étude de Tsarev) et méditerranéen (toutes les autres études).

Cette hétérogénéité dans les habitats entraîne, de facto, des milieux plus riches au niveau des ressources écologiques (hydrique, alimentaire, mais également au niveau des zones refuges) et, des pressions et des modes de chasse et/ou de prédation complètement différentes. La distribution des ressources et les pressions de sélection (chasse ou prédation) étant à la base des variations dans les systèmes sociaux chez les mammifères (Jarman 1974, Wrangham 1980, van Schaik 1983), il n'est pas surprenant que chaque étude caractérise les groupes de sangliers suivant des patterns différents. En complément aux remarques de Mauget et al. (1984) indiquant que chez *S. scrofa*, la taille du groupe évolue en fonction de l'ouverture/fermeture du milieu, il est possible de classer l'organisation sociale, constatée dans les principales études européennes, en fonction des ressources et de la pression de chasse (Tableau 16) :

- Un milieu riche en production forestière avec une couverture végétale haute (habitat plutôt ouvert) sera plus propice à une évolution en groupe familial, entraînant une population structurée et constituée d'un nombre limité de groupes.

- En revanche, un milieu intermédiaire ou pauvre en production forestière, avec un couvert végétal bas et dense (habitat plutôt fermé) sera plus favorable à l'émergence d'un système en unité familiale, avec une population comportant un nombre élevé de groupes.

A l'instar des autres mammifères, la pression de chasse/prédation va principalement affecter la taille du groupe, une forte pression amenant des tailles de groupe plus faibles. Les paramètres abiotiques

tels que la température ou les ressources hydriques, ici rassemblés en fonction des milieux, peuvent également influencer directement le système social, notamment en modifiant la survie des jeunes (Janeau 1994, Massei et al. 1997a).

Tableau 16 : Modèle écologique de l'organisation sociale chez le sanglier pouvant être envisagée en fonction de la quantité de ressources et de la pression de chasse (ou/et prédation). (TG= Taille de groupe, Unité familiale = mère + jeune, Groupe familial = plusieurs générations de femelles + jeunes). *Ecological model of wild boar social organization in relation to quantity of resources (food) and to hunting/predation pressure.* (TG= group's size, Unité familiale = mother + offspring, Groupe familial = females of multi-age + offspring)

| | | Ressources | |
|-----------------|--------|--|---|
| | | Riche | Intermédiaire/Pauvre |
| Pression Chasse | Faible | Groupe familial TG élevée No. groupe faible (1) | Unité familiale TG modérée No. groupe élevé (4) |
| | Forte | Groupe familial TG modérée No. groupe faible (2, 3) | Unité familiale TG faible No. groupe élevé (5, 6, 7, 8, 9, 10) |

Etudes : 1. Douad (Dhuis), 2. Kaminski (Arc-en-Barrois), 3. Tsarev (Na Vorskla), 4. Mauget (Chizé), 5. Dardaillon (Camargue), 6. Maillard (Puéchabon), 7. Braza & Alvarez, Fernandez-Llario et al. (Donaña), 9. Boitani (Toscane), 10. Spitz (Caroux).

Pour conclure, je pense qu'il existe, plusieurs patterns d'organisation sociale chez le sanglier, chacune étant dépendante et adaptée aux conditions écologiques et anthropiques du milieu.

Un des aspects essentiels des groupes de sangliers de la population d'Arc-en-Barrois est leur système social de type matriarcal. Tous les individus du groupe étant liés génétiquement, **la sélection de parentèle a pu émerger et être favorisée dans certaines circonstances.**

Des stratégies individuelles (e.g. une femelle "décide" de se reproduire) et/ou des stratégies de groupe (e.g. un nombre restreint de femelles se reproduisent dans le groupe permettant ainsi de réduire la compétition intra-groupe) peuvent alors apparaître et dans certains cas diverger (e.g. le nombre de femelles qui "décide" de se reproduire est important entraînant de facto une forte compétition intra-groupe et un éclatement de celui-ci). De telles stratégies de groupe peuvent également apparaître sans que la sélection de parentèle ne soit favorisée, mais seulement sous certaines conditions écologiques (Hatchwell & Kondeur 2000).

Evolution intra-annuelle d'un groupe familial. L'organisation sociale d'un groupe familial fluctue de façon saisonnière autant dans ses paramètres démographiques que dans sa structure d'âge. Ces variations sont corrélées à des contraintes individuelles, collectives ou moins spéci-spécifiques, comme les contraintes externes (e.g. pression de chasse).

La mise-bas. Un isolement, pré- et post-partum de la laie semble nécessaire, comme chez la plupart des ongulés (e.g. *Cervus elaphus* Clutton-Brock & Guinness 1975, *Odocoileus virginianus* Schwede et al. 1993, *Phacochoerus aethiopicus* Mason 1982 cité dans Delcroix 1989), pour que les liens mère-jeunes se forment (Gundlach 1968). La parturition (pour une description voir Martys 1982, cité dans Mauget et al. 1984) a lieu dans un chaudron ou nid de



mise-bas, construit habituellement avec des végétaux (Dardaillon 1984). Mauget et al. (1984) suggèrent que la construction de ce nid est une adaptation au milieu environnant, notamment une adaptation liée à l'imparfaite régulation thermique des marcassins (Cousse 1994). Au cours des 3-4 jours post-partum, la femelle reste dans le chaudron (Delcroix 1989), et pendant les 2-3 semaines qui suivent, elle effectue de faibles déplacements (Mauget 1980, Douaud 1983, Janeau & Spitz 1984, Chapitre 3.4).

Ce changement important de comportement lié à la parturition, entraîne une instabilité sociale dans le groupe (Mauget 1980). Dans la population d'Arc-en-Barrois, cette **première instabilité sociale** se caractérise par l'observation de structures multi-femelles plus fréquentes. Il s'en suit une réduction de la taille du groupe et des niveaux d'interactions socio-spatiales plus faibles entre les femelles des dyades d'adultes et entre les individus des dyades d'âges mixtes. En revanche les interactions socio-spatiales entre les femelles *yearlings* sont très importantes. Bien que la date de parturition dépende des disponibilités alimentaires présentes à l'automne précédent (Aumaitre 1982, Mauget 1982, Chapitre 2.4), la majorité des pics de mises-bas a lieu de mars à avril pour les femelles adultes. Habituellement la chronologie des événements de mise-bas dans le groupe est corrélée à l'âge des femelles (Chapitre 3.1), la matriarche mettant bas la première. Malgré une forte tendance de synchronisation des parturitions à l'intérieur du groupe familial (Chapitre 3.1), les femelles mettent bas l'une après l'autre, s'isolent l'une après l'autre, et donc l'organisation sociale du groupe fluctue fortement durant cette période¹. Les quatre mois qui suivent l'avènement de la parturition correspondent à la phase d'élevage des jeunes.

L'élevage. Cette phase est habituellement critique pour la survie des jeunes (Massei et al. 1997a) en raison d'une réduction des ressources (alimentaires et hydrique) en période estivale. Plusieurs études signalent une augmentation de la taille du groupe, augmentation soit en raison de la présence des jeunes (Dardaillon 1984, Braza & Alvarez 1989, Fernandez-Llario et al. 1996), soit en raison du regroupement des femelles post-partum (Mauget et al. 1984). Delcroix (1989) signale que le regroupement entre femelles se réalise essentiellement selon un critère d'état physiologique "femelle en lactation" et non sur la base des liens (affinité ou génétique) préexistants entre les individus. Dans la population d'Arc-en-Barrois, la phase d'élevage se caractérise par un **groupe familial au complet, des interactions socio-spatiales élevées** quelque soit les individus de la dyade et donc une **organisation sociale stable** (ou relativement stable pour les groupements 17 et 10). Le regroupement entre femelles de lien génétique inconnu (mais d'état physiologique identique, "femelle en lactation") n'est observé que dans 3% des groupes (N=62) et dans deux groupes (N=8) une femelle s'associe à des individus de lien génétique faible plutôt que d'élever, seule, ses jeunes (groupement 13-14 et groupement 11-12).

Bien que la finalité de cette apparente stabilité sociale et du regroupement post-partum soit analysée au Chapitre 3, il est important de souligner que ce phénomène n'est pas propre au sanglier. Un élevage en commun est également constaté chez les phacochères (Sommer et al. 1995, Jensen et al. 1999) et chez le pécari à collier (Byers 1983) ; ces deux espèces et le sanglier peuvent pratiquer des comportements d'*allosucking* (Byers & Bekoff 1981, Delcroix 1989, Jensen et al. 1999). Progressivement, 3-4 mois après la parturition (Delcroix 1989), les jeunes changent de nourriture, une alimentation herbacée se substitue à l'allaitement, entraînant le sevrage des jeunes.

La période post-sevrage. La phase post-sevrage n'a pas spécialement été décrite dans les travaux déjà publiés, hormis pour constater le prolongement des liens mère-jeunes jusqu'à la période du rut (Mauget et al. 1984), et les études physiologiques de Mauget (1980, 1982) sur la reprise du cycle ovarien. Cet auteur met en avant deux facteurs essentiels régulant l'activité ovarienne durant cette période : les facteurs nutritionnels et le photopériodisme. Ces facteurs permettent aux femelles une reprise du cycle ovarien en stoppant l'anoestrus estival. Cette reprise du cycle ne peut alors s'effectuer qu'à partir de septembre et nécessite un gain de poids ; celui-ci étant directement dépendant des disponibilités alimentaires². Dans la population d'Arc-en-Barrois, cette période post-sevrage, entraîne la **deuxième instabilité sociale**, que j'ai

¹ Pour les femelles *yearlings* qui se reproduisent, au mois de juin (Chapitre 2.3), il est possible que cette période d'isolement soit moins marquée, n'entraînant pas de modifications importantes de l'organisation sociale.

² Les laies ayant adopté une stratégie de reproduction par capitalisation (Stearns 1992, Jönsson 1997) et, comme la taille et la précocité de la portée sont dépendantes des disponibilités alimentaires automnales (Mauget 1982, Aumaitre 1982, Servanty 2003), il est probable que plus le gain de poids est élevé durant cette période plus la portée future sera de grande taille et précoce, augmentant ainsi la *fitness* des individus.



nommé "**relâchement social**" et se caractérise par : l'observation de structures multi-femelles plus fréquentes, la réduction de la taille du groupe (baisse du nombre de femelles et également du nombre de jeunes) et les niveaux d'interactions socio-spatiales plus faibles entre les dyades de *yearlings* et entre les dyades d'âge mixte.

Deux hypothèses complémentaires peuvent être avancées pour expliquer ce "relâchement social":

- (i) Les femelles s'isolent du reste du groupe familial, s'alimentent seules, ce qui leur permet de regagner du poids plus rapidement et donc de reprendre un cycle ovarien rapidement. Un argument permettant de consolider cette hypothèse est l'observation, durant cette période, de regroupements de jeunes issus de plusieurs portées accompagnés seulement d'une femelle (observations fréquentes dans la population, mais également notée par Barrett (1978) et Mauget et al. (1984)).

- (ii) La compétition inter-groupes étant devenue faible en raison de l'abondance des ressources alimentaires, la nécessité de former un groupe de taille importante n'est plus essentielle, et donc un relâchement temporaire peut apparaître entre les femelles du groupe familial.

Dans la population d'Arc-en-Barrois, l'évolution de l'organisation sociale, une fois la reprise du cycle ovarien accomplie pour toutes les femelles du groupe, est difficilement prédictible en raison du dérangement anthropique et de la pression de sélection occasionnés par la chasse.

Le rut et la chasse. L'influence de la période d'appariement sur l'organisation sociale est généralement difficile à estimer, car elle se superpose à la pression de chasse. L'observation de mâles dans le groupe est assez rare, mais il n'est pas impossible, en raison des comportements nocturnes des sangliers, que les interactions entre les sexes soient plus fréquentes que celles observées en journée¹. Dans la population d'Arc-en-Barrois, la structure multi-sexe, temporaire, se caractérise par un nombre élevé de mâles, comme cela a déjà été remarqué dans des études antérieures (Barrett 1978, Gabor et al. 1999 pour *S. scrofa*). La présence de plusieurs mâles peut expliquer la paternité multiple observée autant à l'intérieur d'un groupe qu'au sein d'une portée. La stratégie d'appariement principalement adoptée semble être la **polygynandrie** (Andersson 1994). Les cas de paternité multiple montrés dans cette population n'avaient jamais été constatés chez le sanglier, mais fortement soupçonnés (Barrett 1978, Gabor et al. 1999) et montrés chez *Sus scrofa* (Hampton et al. 2004). Elle est fréquemment constatée chez les mammifères polytoques (Goossens et al. 1998, Say et al. 1999, Kraaijeveld-Smit et al. 2002, Radespiel et al. 2002, voir également Wolff & MacDonald 2004).

Dans la population d'Arc-en-Barrois, la chasse semble avoir pour conséquence un rassemblement de toutes les femelles du groupe familial qui s'accompagne d'interactions socio-spatiales élevées entre les femelles d'âges variables. La pression de chasse entraîne également dans cette population (i) une réduction du domaine vital utilisé par les femelles (Brandt et al. 1998, Calenge et al. 2002, voir également Chapitre 3.4) et (ii) des nouvelles stratégies d'occupations spatiales (Brandt et al. 2005). Néanmoins, ces trois constats ne sont fondés que sur des corrélations et ne peuvent être interprétés comme une conséquence par rapport à la pression de chasse. Aussi expliquer le regroupement comme un mécanisme anti-chasse (ou anti-prédateur) (Krause & Ruxton 2002) est peut-être excessif. Des hypothèses alternatives faisant intervenir la distribution et la quantité des ressources trophiques mais également la température peuvent aussi être envisagées pour justifier ces regroupements (Cousse 1994).

A la pêche au poids ! Le groupe familial, quelque soit son organisation, est structuré dans 90% des cas (N=62, Figure 13) autour d'une matriarche. Sur place d'agraineage, et peut-être d'une manière générale, cette femelle est dominante par rapport aux autres femelles mais elle est dominée par les mâles, probablement en raison du dimorphisme sexuel existant. Mauget (1980) trouve, dans un milieu clos, que la hiérarchie entre les femelles du groupe est stable, *i.e.* qu'elle ne varie pas au cours des saisons. Cet auteur montre qu'une hiérarchie, linéaire ou triangulaire, s'établit également entre les

¹ Comme semblent l'indiquer les observations sur place d'affouragement avec une caméra.



femelles dominées. Dans les deux groupes étudiés de cette population, le même constat est établi et **la hiérarchie semble être linéaire et dépendante du poids des individus**.

Malgré tout considérer la différence de poids entre les femelles comme la cause ou la conséquence de cette hiérarchie est délicat. Hormis la matriarche, les femelles apparentées sont généralement issues de la même cohorte (même année de naissance) ; il est donc probable que la hiérarchie, entre elles, se soit établie pendant l'ontogenèse. Plusieurs auteurs suggèrent, notamment chez le porc (Meikle et al. 1996) mais également chez le sanglier (Fernandez-Llario et al. 1999), que la dominance entre les individus d'une même portée s'établirait au cours des premiers allaitements. Certains auteurs (Fernandez-Llario et al. 1999) suggèrent que l'investissement maternel prénatal (*sensu* Evans 1990, Cadre 6) différentiel suivant les individus, favoriserait cette hiérarchie. Chez les jeunes cette hiérarchie est nécessaire pour qu'un ordre de tétée, *i.e.* que chaque jeune s'attribue une seule mamelle, s'établisse. Le déterminisme d'attribution des mamelles est probablement lié à la masse des jeunes, les plus gros s'attribuant la mamelle la plus prolifique (Delcroix 1989). Aussi une petite différence de masse corporelle prénatale pourrait avoir de fortes conséquences au niveau du poids des jeunes au sevrage (Fernandez-Llario et al. 1998), mais également pour la suite (ex : femelles 42 et 41), et entraîner les femelles d'une même portée dans des trajectoires sociales distinctes (Chapitre 2.3) (Festa-Bianchet et al. 2000). Outre la dominance pour l'ordre de tétée, la hiérarchie entre les femelles est probablement maintenue avec l'âge et pourrait conduire à un accès différentiel aux ressources trophiques, mais aussi éventuellement sexuelles¹.

Pour conclure ce chapitre, trois expressions, fréquemment utilisées pour décrire le fonctionnement ou l'organisation sociale chez les vertébrés, méritent d'être discutées ; ce sont les termes de société en fission-fusion, de famille et d'élevage coopératif.

Société en fission-fusion. Les individus se regroupent pour optimiser leur *fitness* individuelle, et celle-ci sera maximale quand la taille du groupe sera optimale (Sibly 1983). Mais la taille optimale du groupe peut fréquemment évoluer en réponse aux variations de ressources ou en réponse à la pression de prédation, ayant pour conséquence une taille de groupe observée différente de la taille de groupe optimale (Cadre 1). Dans de telles conditions, si l'individu reste dans le groupe, sa valeur adaptative en sera réduite et il est préférable pour lui de le quitter, afin d'augmenter sa *fitness*, en rejoignant un autre groupe ou en devenant solitaire (Giraldeau & Gillis 1985, Krause & Ruxton 2002). Pour les mammifères sociaux où les individus changent régulièrement de groupe ou de sous-groupe à l'intérieur d'une population, l'organisation sociale les caractérisant est une société en fission-fusion (Van Schaik & Van Hooff 1983). Lehmann et Boesch (2004) suggèrent qu'une telle structure permet de réguler la compétition alimentaire entre les membres du groupe et offre une plus grande flexibilité dans l'exploitation des ressources.

Les sociétés en fission-fusion ont été décrites chez des primates (*e.g.* Henzi et al. 1997, Lehmann & Boesch 2004), chez des mammifères marins (Whitehead et al. 1991, Smolker et al. 1992), chez les hyènes (Holekamp et al. 1997) et chez certaines chauves-souris (Kerth & König 1999). Gabor et al. (1999) appliquent le terme de société en fission-fusion pour décrire la structure sociale chez *S. scrofa*. Dans la population d'Arc-en-Barrois, les groupes sont relativement stables au cours de l'année, et les fluctuations sont plus liées à des facteurs physiologiques (parturition, reprise de poids pour se reproduire) qu'aux contraintes écologiques (même si celles-ci ne doivent pas être négligées). Donc au vu de ce chapitre, il ne me semble pas envisageable d'appliquer ce terme à la population étudiée.

¹ Il n'est pas exclu que la reproduction intra-groupe soit sous le contrôle de la matriarche, inhibant ou empêchant certaines femelles de se reproduire, phénomène fréquemment observé chez les rongeurs (*e.g.* Hackländer et al. 2003) et les carnivores notamment (*e.g.* Cant 2000).



Famille. Emlen (1991, 1995 et 1997) restreint la notion de famille aux espèces où les jeunes continuent, en tant qu'adultes, d'interagir régulièrement avec leurs parents. Typiquement ceci apparaît quand les jeunes retardent leur dispersion. Il distingue également la *famille simple* (un seul reproducteur ou paire conjugale), dans laquelle un individu monopolise toute "la reproduction", et les *familles étendues* où deux ou plusieurs membres du même sexe du groupe peuvent se reproduire. Enfin il différencie les *familles intactes*, dans lesquelles les individus d'origine continuent à se reproduire, des *familles de remplacement*, dans lesquelles le ou les individus qui se reproduisent sont remplacés suite à leur mort ou à leur départ. Ce terme est-il applicable au sanglier de la population d'Arc-en-Barrois ? Les *yearlings* mâles se dispersent et les *yearlings* femelles sont habituellement philopatriques (Chapitres 2.2 et 2.3). Plusieurs femelles du même groupe peuvent se reproduire (e.g. groupe W, voir Chapitres 2.4 et 3.1). D'une année à l'autre les femelles qui se reproduisent peuvent être les mêmes ou être remplacées, suite à leur mort par la chasse¹. Par la suite **la notion de groupement est remplacée par le terme famille**, et ce manuscrit s'établit à partir de 17 familles distinctes. Comprendre l'évolution de certaines espèces vers la famille nécessite de comprendre les causes d'un retard ou d'une absence de dispersion, causes qui seront discutées aux Chapitres 2 et 3.

Elevage coopératif. Quand des individus vivent dans un groupe social stable et que certains ne se reproduisent pas, ils peuvent pratiquer l'élevage coopératif. Celui-ci est, depuis une vingtaine d'années, bien documenté chez les oiseaux (Stacey & Koenig 1990) et plus récemment chez les mammifères (Jennions & Macdonald 1994, Solomon & French 1997, König 1997), néanmoins les critères utilisés pour identifier les espèces pratiquant un élevage coopératif restent sujet à débat (Crespi & Yanega 1995, Sherman et al. 1995, Solomon & French 1997). Alors que Jennions & Macdonald (1994) indiquent que seuls les soins alloparentaux sont nécessaires à identifier de tels systèmes chez les mammifères, j'ai préféré et retenu les trois critères établis par Solomon & French (1997) pour les caractériser :

- (i) les individus retardent ou s'abstiennent de se disperser même après leur maturité sexuelle ;
- (ii) certains individus matures sexuellement ne se reproduisent pas et,
- (iii) les individus non reproducteurs prodiguent des soins alloparentaux.

Moehlman et Hofer (1997) soulignent que les soins alloparentaux peuvent être dirigés vers les jeunes, mais également vers la (les) femelle(s) qui se reproduit(ent). Les deux premières conditions amènent la notion de biais de reproduction dans le groupe (Sherman et al. 1995) ou dans la famille (Emlen 1997), la troisième correspond à l'émergence d'une stratégie, le gain de *fitness* indirecte en renonçant à un gain de *fitness* directe (introduction Chapitre 1.4). La combinaison et le degré de ces trois conditions permettent de classer les espèces pratiquant l'élevage coopératif selon un continuum (Sherman et al. 1995). Habituellement, l'élevage coopératif influence fortement les paramètres populationnels :

- (a) en réduisant le nombre d'individus qui se reproduisent,
- (b) en augmentant le taux de reproduction des femelles reproductrices et,
- (c) en augmentant la survie des jeunes.

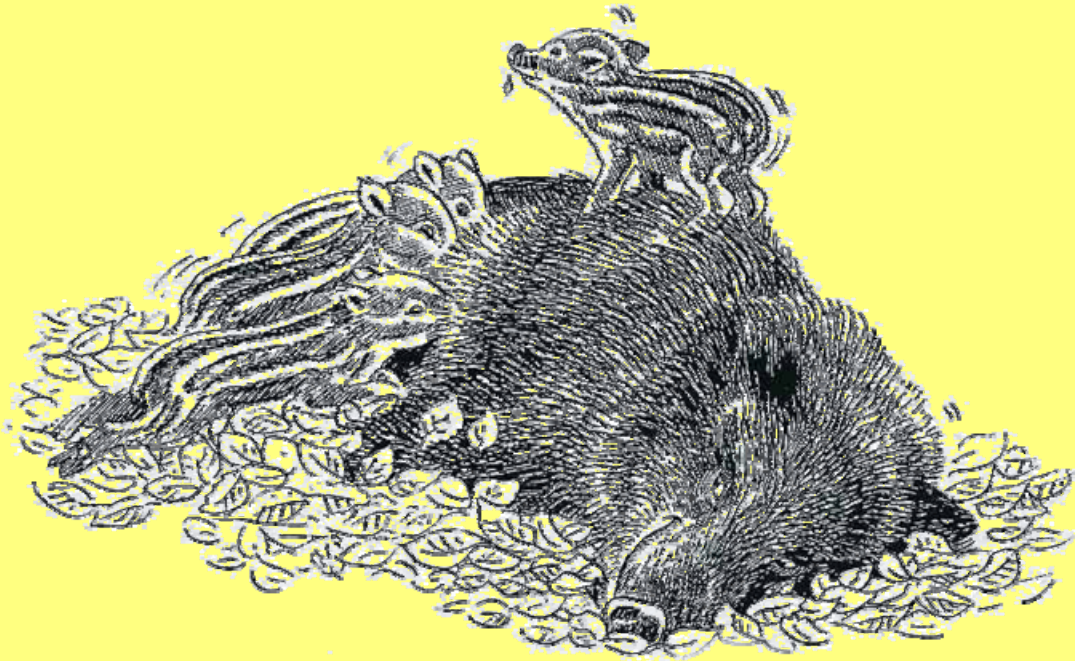
Emlen (1995) signale que 95% des mammifères ayant évolué vers un système de reproduction par élevage coopératif sont des espèces qui vivent en famille (il souligne également que la réciproque est également vraie à 90%). Dans la population d'Arc-en-Barrois, au vu de ce chapitre, la condition (i), établie par Solomon & French (1997), a été vérifiée, tout comme la condition (iii). Le chapitre suivant a permis de montrer que la condition (ii) se vérifie également. Néanmoins d'après la Figure 13, 11 groupes familiaux ne sont constitués que d'une seule femelle adulte, sans *yearlings* femelles ; dans neuf cas, ces femelles élèvent des jeunes. Donc, tout comme le phacochère (Jensen et al. 1999), le sanglier (ou du moins les sangliers de la population d'Arc-en-Barrois) peut être classé comme une espèce ayant évolué vers un **système de reproduction pratiquant l'élevage coopératif facultatif**.

Quant à savoir si cet élevage coopératif est adaptatif et si oui, à quel niveau, les chapitres suivants présentent des explications...

¹ Par exemple (Figure 13), le sous-groupe 2 du groupement 5 correspond à une famille étendue et intacte comportant 4 adultes et 2 *yearlings* ; le sous-groupe 4 du groupement 14 correspond à 2 familles étendues, l'une intacte avec 2 femelles adultes et l'autre de remplacement avec 4 *yearlings*.

Chapitre II

Pérennité des familles...





Pour les espèces sociales, les deux paramètres responsables des changements quantitatif et qualitatif des groupes (pour autant qu'ils n'échangent pas d'individus avec d'autres groupes) sont la mortalité et la reproduction. Ces critères sont influencés autant par des facteurs internes, c'est-à-dire des facteurs intra-groupe, qu'externes : spéci-spécifique, comme par exemple la compétition inter-groupes, mais également par des facteurs biotiques (parasites, prédateurs), abiotiques (conditions climatiques notamment) et dans certains cas anthropiques (fragmentation des habitats, chasse, apport nutritionnel...).

Ces deux paramètres clés, par leur influence sur les effectifs des groupes, conditionnent leur dynamique à court et à long terme (Lefebvre et al. 2003) :

- si dans un groupe, le taux de mortalité est supérieur au taux de fécondité, le taux de croissance sera négatif. Un taux de croissance négatif peut alors entraîner, en fonction de l'effectif initial du groupe, une extinction, plus ou moins rapide de celui-ci.

- au contraire, si le taux de fécondité est au moins égal au taux de mortalité, la pérennité du groupe peut être maintenue. Dans ce dernier cas, si la natalité dans le groupe est proportionnellement plus élevée, ou si le taux de mortalité est faible, le taux de croissance est alors important. Les conséquences de cet accroissement sont néanmoins distinctes entre les deux situations : dans la première, le groupe social sera constitué d'individus jeunes qui assurent la pérennité de celui-ci, alors que dans la seconde, les individus seront de plus en plus vieux.

Toutefois il se peut, dans un cas comme dans l'autre, que la distribution en âge et la taille du groupe ne correspondent plus à la stratégie optimale adaptée aux pressions de sélection du moment, amenant ainsi une baisse de *fitness* individuelle pour une partie ou l'ensemble des membres du groupe (Cadre 1). La scission de celui-ci peut alors constituer une stratégie bénéfique en permettant, à chaque individu, d'augmenter sa *fitness*.

Chez les mammifères ayant adopté une structure matrilineaire, la dispersion des jeunes femelles, suite à une forte augmentation de la taille du groupe, peut être une des conséquences d'une telle stratégie (Lefebvre et al. 2003). Cependant la dispersion des femelles est généralement coûteuse car elle s'accompagne d'un fort taux de mortalité et d'une intolérance, socio-spatiale, des animaux non apparentés (Clutton-Brock et al. 1982a, Hoogland 1995). Pour optimiser de tels comportements, un des mécanismes pourrait être de quitter, à deux ou à plusieurs femelles, la structure matrilineaire (Sugiyama & Ohsawa 1982, Hoogland, 1995).

L'objectif de ce chapitre est d'analyser la dynamique du groupe à court et à long terme. L'étude des trajectoires sociales liées à la dispersion et à la reproduction des femelles a permis de déterminer l'estimation des flux entrant et sortant d'individus dans le groupe (Chapitre 2.1, 2.2 et 2.4). L'étude s'est ensuite focalisée sur les femelles de 1 an qui constituent la clé de voûte de la pérennité et de l'instabilité des groupes sociaux (Chapitre 2.3). Pour caractériser l'influence des pressions sociales à l'intérieur du groupe, plusieurs traits d'histoire de vie (âge de 1^{ère} reproduction, taille de portée, biais reproducteur, intervalle entre deux reproductions) sont ultérieurement estimés (Chapitre 2.4).



I. Des familles qui s'agrandissent...

Une famille (*sensu* Emlen 1995) ou plus généralement un groupe social fermé⁴² peut, entre deux épisodes reproductifs et suite aux événements démographiques du groupe (naissance, mortalité, dispersion), se modifier autant dans la composition des individus que dans leur nombre. En fonction des contraintes intra- et/ou inter-spécifiques et écologiques, les individus du groupe vont essayer de s'assembler pour optimiser leur *fitness*, sélectionnant ainsi une taille et une composition de groupe optimales (Pulliam & Caraco 1984).

Chez les espèces ayant adopté un système social de type matriarcal, la dispersion étant biaisée en fonction du sexe, la dynamique du groupe repose essentiellement sur les trajectoires sociales et sur les traits d'histoires de vie liés aux femelles. Ainsi, la pérennité du groupe est maintenue :

- (i) à long terme, si le nombre de femelles recrutées dans le groupe est plus important que le nombre de femelles qui disparaissent par mortalité. En effet, l'environnement plus ou moins stochastique auquel appartient le groupe et sa population n'autorise pas, pour que celui-ci se maintienne à long terme, un taux de croissance instantanée nul. Ce taux, que l'on désigne généralement par la lettre r (Sibly & Hone 2002), correspond au rapport entre les effectifs du groupe à une année donnée sur les effectifs du même groupe, l'année précédente.

- (ii) à court terme, la pérennité du groupe est maintenue si le nombre de femelles recrutées est supérieur, égal ou légèrement inférieur au nombre de femelles qui disparaissent. Ainsi, à court terme le taux de croissance instantanée du groupe peut être positif, nul, voire négatif.

A court et à long terme, la perpétuité du groupe s'effectue à partir de deux mécanismes. Le renouvellement des individus, suite à une absence de dispersion des femelles juvéniles, c'est-à-dire suite à un recrutement⁴³ interne de ces femelles, constitue le premier mécanisme. Ce processus a, pour principale conséquence, de rajeunir le groupe. Le second mécanisme se base sur la survie des femelles dans le groupe. Dans ce dernier cas, les groupes sont composés essentiellement de femelles âgées. La combinaison des deux mécanismes avec, pour chacun, un niveau plus ou moins élevé du nombre d'individus impliqués, constitue la base nécessaire pour assurer la longévité du groupe.

Chez les ongulés, la reproduction et le taux de survie étant principalement corrélés avec l'âge des individus (Berubée et al. 1999, Gaillard et al. 2000b, Ericsson et al. 2001), le taux de croissance du groupe dépend des individus qui le composent. Les contraintes écologiques, biotiques et abiotiques (disponibilité alimentaire, qualité de l'habitat, facteurs climatiques, parasitisme, prédation, activités humaines), par leurs fortes implications dans les stratégies biodémographiques des femelles (Petorelli et al. 2001, Coulson et al. 2000, Festa-Bianchet et al. 2003), influencent, de facto, le taux de croissance du groupe et la population à laquelle il appartient (Gaillard et al. 1998, Gaillard et al. 2000b).

⁴² Un groupe social fermé désigne un ensemble d'individus apparentés génétiquement (groupe génétiquement fermé) et se caractérise par (i) une absence d'immigration et (ii) une possibilité d'émigration de certains individus.

⁴³ Le recrutement d'individus dans un groupe pouvant être un processus passif (un individu est recruté dans le groupe) ou actif (un individu rejoint un groupe), aucune différence ne sera faite dans ce chapitre pour savoir qui "décide" qu'un individu appartient ou non au groupe. Au chapitre 3.1, des éléments de réponses à cette interrogation seront discutés.



Chez les sangliers, en milieu naturel, la dynamique inter-annuelle des familles n'a jamais été étudiée. Toutefois, Tsarev (1991) et Janeau et al. (1988) décrivent respectivement une et deux familles suivies pendant 3-4 ans : la première étude s'intéresse à la structure sociale alors que la deuxième se focalise sur la mortalité.

L'objectif de cette partie est de déterminer l'évolution inter-annuelle des familles de sangliers. Cette dynamique est analysée à partir de trois questions : (a) Pour les familles, existe-t-il des femelles présentes pendant les deux années, et si oui, ont-elles des comportements ou des caractères phénotypiques particuliers qui les distinguent des autres femelles ? (b) Comment fluctue le taux de croissance instantanée des familles et quels facteurs conditionnent ces variations ? (c) Existe-t-il un recrutement des femelles et si oui, qui sont-elles ?

La première question revient à étudier la survie des individus appartenant à chaque famille et l'attachement des femelles au groupe social. La figure 13 montre clairement que certaines femelles survivent d'une année à l'autre, mais cette figure n'indique pas les caractères phénotypiques de ces individus. Plusieurs études (Gaillard et al. 1987 ; Boitani et al. 1995a) montrent qu'il existe une survie différentielle âge-dépendant chez les sangliers et qu'elle est principalement en relation avec la pression anthropique occasionnée par la chasse. Ainsi pour les femelles, la structure d'âge d'une population chassée a tendance à suivre une loi logarithmique négative (Boitani et al. 1995a). Bien que ces deux recherches soient réalisées à un niveau populationnel et, comme les femelles vivent en famille, la même structure d'âge devrait se retrouver au niveau des femelles du groupe (**prédiction 1**). Si la prédiction est :

- vérifiée, le taux de survie des femelles dans le groupe devrait être constant suivant l'âge. En effet dans cette population, j'ai montré qu'un groupe social est constitué de deux fois plus de femelles *yearlings* que d'adultes (Chapitre 1.2).
- infirmée, cela implique qu'il existe un biais d'échantillonnage lié aux méthodes de capture et de suivi des groupes.

Le taux de croissance instantanée (r) doit fluctuer en relation avec les paramètres démographiques du groupe à l'année n (étudié au chapitre 1.2) et à partir de certains facteurs écologiques.

- L'influence des paramètres démographiques sur r devrait évoluer en fonction de la structure en âge des femelles du groupe à l'année n . Plus les femelles *yearlings* sont nombreuses dans un groupe et plus la probabilité de recruter autant de femelles, de cette même classe d'âge, l'année suivante, est faible. Ainsi une corrélation négative entre le nombre de femelles *yearlings* et r doit apparaître (**prédiction 2a**). Le nombre de femelles adultes ne devrait pas influencer fortement r (**prédiction 2b**), ou au mieux devrait l'augmenter, car plus les femelles adultes sont nombreuses et plus le nombre de jeunes dans le groupe (à l'année n) devrait être important (Boitani et al. 1995b, Chapitre 2.4), augmentant ainsi la quantité de femelles *yearling*⁴⁴ qui peuvent être potentiellement recrutées à l'année $(n+1)$.

- En fonction des disponibilités alimentaires, la taille de portée varie : une forte production forestière à l'automne entraîne une augmentation du nombre de jeunes au printemps suivant (Mauget 1980, Aumaitre et al. 1982, Chapitre 2.4). En supposant que le nombre de jeunes, présents dans un groupe à l'année n ,

⁴⁴ En supposant que la sexe-ratio des jeunes dans le groupe n'est pas biaisée en faveur des mâles (voir Servanty 2003, ou plus généralement chez les ongulés Cameron 2004, Seldon et West 2004).



accroît r , les productions forestières présentes à l'automne (n-1) devraient être corrélées à r (**prédiction 2c**). Pour ces mêmes raisons, les disponibilités alimentaires à l'automne (n) ne devraient pas influencer le taux de croissance du groupe (**prédiction 2d**).

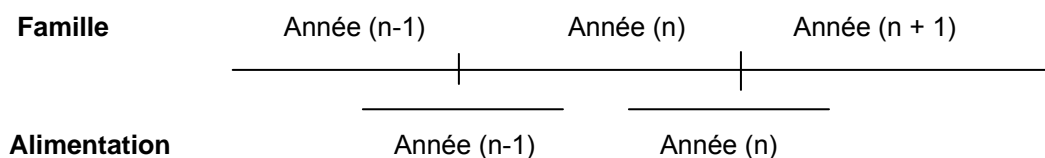
Le groupe familial typique dans la forêt d'Arc-en-Barrois étant constitué d'une femelle adulte et de deux femelles *yearlings* ([Chapitre 1](#)), un recrutement différentiel âge-dépendant doit être constaté (**prédiction 3**) : ce recrutement doit être biaisé en faveur des femelles *yearlings*. Si la prédiction n'est pas vérifiée, cela signifie que le recrutement des femelles adultes est suivi d'un éclatement du groupe. Celui-ci entraîne la formation d'un groupe composé d'individus d'âge mixte (adultes et *yearlings*) et d'un second groupe composé uniquement de femelles adultes.

[Tableau 17](#) : Prédictions concernant l'évolution des familles entre deux épisodes reproductifs.

| Prédictions | | |
|-------------------------|-----------|--|
| - La structure d'âge | 1 | dans un groupe suit une loi logarithmique négative |
| | 2a | est corrélée négativement avec le nombre de <i>yearlings</i> |
| - Le taux de croissance | 2b | n'est pas corrélé avec le nombre d'adultes |
| | 2c | est corrélé aux productions forestières de l'année (n-1) |
| | 2d | n'est pas corrélé aux productions forestières de l'année (n) |
| - Le recrutement | 3 | est âge-dépendant |

I. 1 METHODES

L'évolution des paramètres démographiques entre deux épisodes reproductifs, c'est-à-dire entre deux années, a été étudiée à partir des 17 familles⁴⁵ décrites dans le [Chapitre 1](#). La [Figure 19](#) indique la concordance des termes, relatifs à l'écoulement du temps, entre les modifications liées aux facteurs spécifiques et les disponibilités alimentaires vacant pour chaque période étudiée.



[Figure 19](#) : Concordance des termes utilisés dans ce chapitre entre les évolutions inter-annuelles des familles et les disponibilités alimentaires. *Agreement of terms used in this chapter between the inter-year evolutions of family and the evolutions food availability.*

Les paramètres démographiques sont examinés en relation avec l'organisation sociale des groupes (3 modalités : matrilineaire, maternelle adulte et maternelle *yearling*) et en fonction de la structure en âge des femelles. Les analyses, prenant en compte l'âge des individus, ont été effectuées soit à partir des 2 catégories d'âges (adulte et *yearling*) ([Matériels & Méthodes](#)), soit à partir de l'âge exact des femelles. Le marquage des individus, dans leur première année de vie, a permis de connaître l'âge exact de 93 femelles.

⁴⁵ La [figure 13](#) montre que certains groupes se dissocient en deux ou trois d'une année à l'autre. Dans cette partie, le nombre d'individus présents à l'année (n+1) correspond à l'ensemble des femelles avant une éventuelle séparation. Les paramètres liés à celle-ci seront étudiés dans la partie suivante de ce chapitre.



A partir des effectifs (N) des groupes à l'année (n) et à l'année ($n+1$) (Figure 19), l'accroissement (∂) et le taux de croissance instantanée (r) des groupes, ont été estimés. Ces deux estimations sont définies respectivement par les équations 1 et 2 :

$$\text{(Equation 1)} \quad \partial = (N_{n+1} - N_n) / N_n$$

$$\text{(Equation 2)} \quad r = \ln (N_{n+1} / N_n)$$

L'étude de l'évolution des paramètres démographiques des groupes a été faite en trois étapes :

- Qui survit dans le groupe familial ?

Pour estimer, à l'intérieur d'un groupe familial, le nombre d'individus survivant entre deux épisodes reproductifs, la comparaison entre les individus présents à la fois pendant l'année (n) et l'année ($n+1$) a été faite. Un test de permutation pour données appariées (No. d'individus à l'année (n) comparé au nombre d'individus à l'année ($n+1$) pour un même groupe familial) permet d'apprécier cette évolution. L'influence de l'organisation sociale du groupe à l'année (n), sur la survie des individus, a été analysée par un test de Kruskal-Wallis et, à partir de tests de permutation, corrigée par la méthode séquentielle de Bonferroni, pour les comparaisons entre deux organisations sociales.

L'étude de la distribution de l'âge des femelles présentes dans un groupe à l'année (n) et absentes à l'année ($n+1$) permet d'estimer le pourcentage de femelles mortes ou disparues. Pour quantifier l'influence de l'organisation sociale, sur l'âge moyen des femelles du groupe, des tests de permutation ont été appliqués.

- Groupes de laies en croissance ?

L'estimation du taux de croissance d'une famille entre deux années a été réalisée sur la base de l'ensemble des individus présent dans le groupe à l'année ($n+1$) (individus survivants et individus recrutés). Les facteurs susceptibles d'influencer le taux de croissance instantanée des familles ont été testés par des modèles linéaires généralisés de régression (GRM). Le modèle initial repose sur quatre effets simples : l'alimentation à l'année ($n-1$) (3 modalités), l'alimentation à l'année (n) (3 modalités), le nombre de femelles adultes à l'année (n) (prédicteur continu) et le nombre de femelles *yearling* à l'année (n) (prédicteur continu), de toute les interactions doubles entre ces variables (hormis Alim. n * Alim.-1)⁴⁶ et de deux interactions triples (Alim. n * Adult. * Yearl. et Alim.-1 * Adult. * Yearl.). La sélection du modèle final a été faite par une procédure descendante. Pour déterminer les différences significatives, entre les modalités des effets sélectionnés, des tests de comparaison multiple (Test de Scheffé) ont été appliqués.

- Qui est recruté... ?

L'estimation du nombre de femelles recrutées par groupe a été faite en comparant le nombre d'individus présents pendant les deux années au nombre total d'individus à l'année ($n+1$). Pour savoir si l'âge des femelles influence le recrutement de celles-ci, un test de permutation est réalisé. Des modèles généraux de régression sont exécutés pour étudier les facteurs susceptibles d'influencer le nombre d'individus recrutés. Les modèles initiaux reposent sur cinq effets simples : l'alimentation à l'année ($n-1$) (3 modalités), l'alimentation à l'année (n) (3 modalités), le nombre de femelles adultes à l'année (n) (prédicteur continu), le nombre de femelles *yearlings* à l'année (n) (prédicteur continu) et le nombre de femelles recrutées la même année mais appartenant à l'autre catégorie d'âge (prédicteur continu). La sélection du modèle final est exécutée à partir d'une procédure pas à pas descendant.

⁴⁶ Les interactions entre deux facteurs sont intégrées dans le modèle global lorsque toutes les combinaisons entre les différentes modalités existent ; aussi il n'est pas possible de tester l'interaction entre l'alimentation à l'année $n-1$ et à l'année n . Une centration des prédicteurs continus est effectuée avant de les inclure dans le modèle. Pour plus de détails voir [Chapitre 2.4](#)



I. 2 RESULTATS

Qui survit dans le groupe familial ? Les groupes sont composés d'individus âgés de 1 à 7 ans (Figure 20a), avec un âge médian de 2 ans ($N = 76$; 1^{er}-3^{ème} Q : 1-3 ans). La diminution régulière du nombre de vieilles femelles présentes dans les groupes suit une loi logarithmique ($\text{No. femelle} = -42,99 * \ln(\text{Âge}) + 76,21$, $r^2 = 0,94$; $p < 0,001$, Figure 20a).

Dans un groupe, la moyenne d'âge varie en fonction de l'organisation sociale. En effet, pour les individus des groupes ayant adopté une structure matrilineaire (âge moyen = 1,56 ; IC : 1,39-1,73) elle est significativement plus faible ($p < 0,001$) que la moyenne d'âge des femelles constituant les groupes multi-adultes (âge moyen = 2,57 ; IC : 2,37-2,77). En revanche, l'âge moyen des femelles appartenant aux groupes matrilineaires est plus important que la moyenne d'âge des femelles constituant un groupe multi-yearlings ($p < 0,001$).

[La famille 17 diffère des autres familles au niveau de la moyenne d'âge, aussi bien pour les groupes sociaux d'organisation matrilineaire (âge moyen = 2,21 ; $p = 0,005$) que multi-adultes (âge moyen = 6 ; $p = 0,007$)].

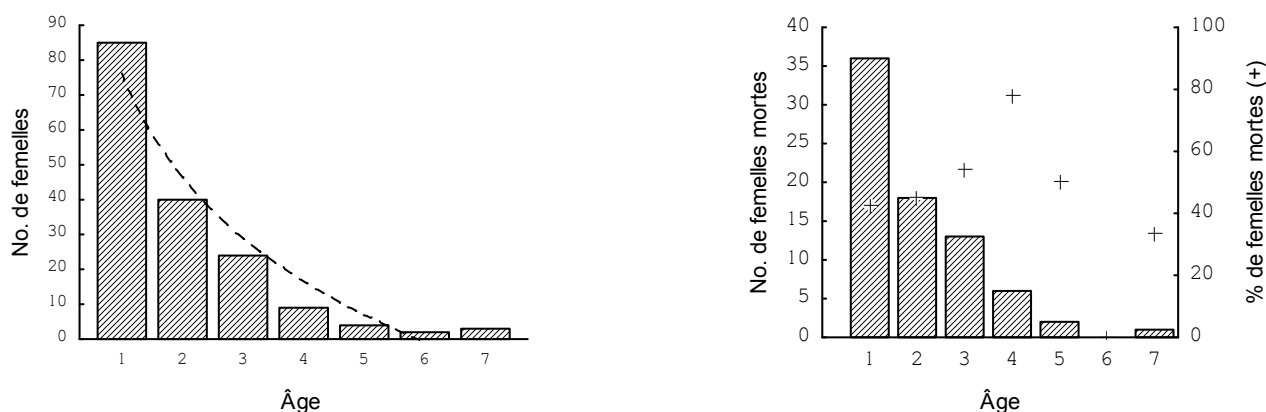


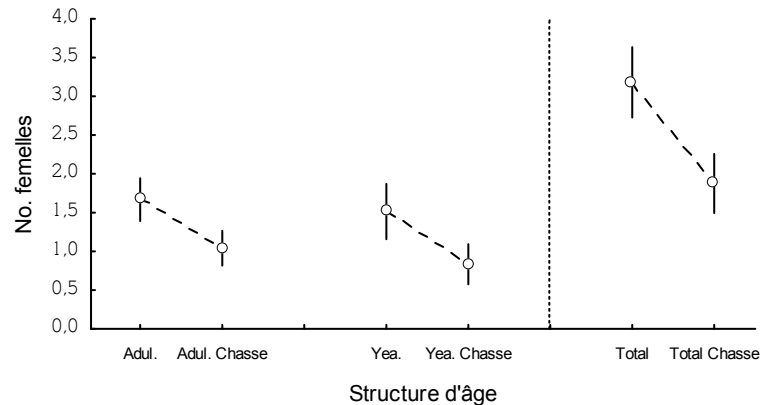
Figure 20 : Distribution, en fonction de l'âge, (a) des femelles réparties dans les groupes familiaux et (b) des femelles tuées par la chasse. *Distribution of females according to age class: (a) inside all Groups and (b) that were killed by shooting.*

La mortalité des femelles occasionnée par la chasse (Figure 20b), varie entre 33% à 77% selon les classes d'âges (excepté pour les individus de 6 ans). Ainsi les individus qui composent les groupes familiaux à l'année (n) se retrouvent, dans une abondance moindre, à l'année (n+1) (Figure 21). Les diminutions sont respectivement de -33,3% pour le nombre total de femelles, -37,5% pour le nombre d'adultes et -44,9% pour le nombre de femelles yearlings. Toutes ces diminutions d'effectifs, entre les deux années, sont significatives ($p < 0,001$).

La présence, à l'année (n+1), des femelles adultes ou des femelles yearlings ne semble pas dépendre de l'organisation sociale du groupe familial à l'année (n). Cependant elle influence l'évolution du nombre de femelles total dans les groupes ($H_{2,72} = 13,05$; $p < 0,001$). Ainsi les femelles des groupes matrilineaires à l'année (n) seront significativement moins nombreuses à l'année (n+1), que les femelles des groupes maternels (multi-adultes $p < 0,001$; multi-yearlings $p = 0,044$). Pour les deux organisations de type maternel (adulte et yearling), la diminution dans le nombre total de femelles n'est pas significativement différente ($p = 0,53$).



Figure 21 : Evolution des effectifs (moy. \pm IC) pour les individus présents dans les groupes à l'année (n) et à l'année (n+1).
Evolution of group demographic parameters (mean \pm CI) for individual, which lives during the two years (yr (n) and yr (n+1)).



Groupes de laies en croissance ?

Entre les années (n) et (n+1), le taux de croissance instantanée moyen est de $r = 0,21$ ($N = 41$; IC : (-) 0,05-0,47), ce qui équivaut à un accroissement annuel moyen des familles de 57%. Le taux de croissance minimum est de $r = (-) 2,1$ (accroissement de (-) 87,5%, Famille 16, année 2) et maximum de $r = 1,8$ (accroissement de + 400%, Famille 12, année 3).

Le modèle final retenu pour expliquer le taux de croissance instantanée fait intervenir le nombre de femelles adultes, le nombre de femelles *yearlings*, l'interaction entre ces deux paramètres, ainsi que l'alimentation à l'année (n-1) qui, elle, est marginalement significative (Tableau 18). Le nombre de femelles *yearlings* et d'adultes est négativement corrélé à r .

Tableau 18 : Modèles Généraux de Régression (GRM) pour expliquer le taux de croissance (r) du groupe en fonction des ressources alimentaires aux années (n-1) et (n) et en fonction des paramètres démographiques du groupe à l'année (n). *General Regression Model (GRM) for explaining the group instantaneous growth rate (r) according to food availability during the year (n-1) and year (n) and based on groups' demographic parameters during year (n).*

| Variable | Pente (b) | p | r partiel |
|---|-----------|--------------------|-----------|
| $r = \text{Alim.-1} + \text{Alim. n} + \text{Adul.} + \text{Yearl.} + (\text{Alim.} * \text{Adul.}) + (\text{Alim.} * \text{Yearl.}) + (\text{Alim.} * \text{Adul} * \text{Yearl.}) + \text{Adul.} * \text{Yearl.}$ | | | |
| Taux de croissance r $R^2 = 0,44$; $F_{5,36} = 7,16$; $p = 0,0001$ | | | |
| Effet retenu | | | |
| Alim.-1 | | 0,078 | |
| Adul. | - 0,273 | 0,031 | - 0,36 |
| Yearl. | - 0,257 | 0,0002 | - 0,57 |
| Adul.*Yearl. | 0,149 | 0,025 | 0,36 |
| Effet non sélectionné | | 0,91 > $p > 0,098$ | |

Note : Le modèle global est plus important que celui représenté ici, car il comporte tous les termes entre parenthèse en double : l'un des termes avec Alim. n et l'autre avec l'alim.-1.

La Figure 22 montre l'effet de l'interaction entre le nombre de femelles Adultes et le nombre de femelles *Yearlings* sur r . Les effets de ces deux paramètres sur le taux de croissance sont plus qu'additifs, car les pentes des droites de régression varient. Si par exemple le paramètre, nombre de femelles *Yearlings*, est fixé ($Y=0$ à $Y=3$), r sera d'autant plus faible que le nombre d'adultes dans le groupe augmente (Figure 22a). En revanche pour les groupes constitués de 4 ou 5 femelles *Yearlings*, r est alors corrélé positivement avec le nombre d'adultes. De manière similaire, si le paramètre, nombre de femelles Adultes, est fixé (Figure 22b, $A=1$ à $A=3$), r diminue d'autant que les femelles *yearlings* dans le groupe augmentent, mais si $A>3$, r est alors corrélé positivement avec le nombre de femelles *yearlings*.

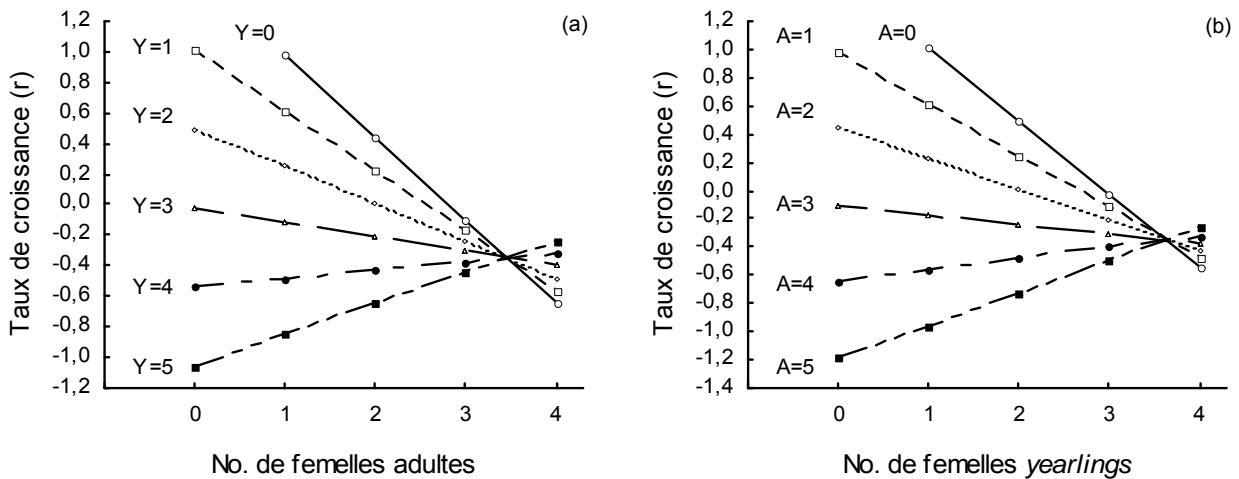


Figure 22 : Variation du taux de croissance (r), en fonction de l'interaction entre le nombre de femelles Adultes (A) et le nombre de femelles *Yearlings* (Y) présentes dans le groupe. (a) nombre de femelles adultes et valeurs conditionnelles des femelles *yearlings*, (b) nombre de femelles *yearlings* et valeurs conditionnelles du nombre de femelles adultes. Relationships between group's growth rate (r) and the interaction between the number of adults (A) and *yearlings* (Y) females. (a) Number of adult females and conditionals values of *yearling* females; (b) Number of *yearling* females and conditionals values of adult females

Une alimentation de type "fainée" à l'année ($n-1$) induit une diminution du taux de croissance instantanée (fainée = (-) 0,24; IC : (-) 0,67-0,18). Elle est significativement différente des deux autres alimentations ($p < 0,02$) qui, elles, entraînent une augmentation du taux de croissance instantanée dans les groupes ("sans prod." = 0,37 IC : 0,05-0,65 ; "glandée" = 0,26 IC : (-) 0,09 -0,62).

Qui est recruté... ? Entre les années (n) et ($n+1$), malgré une décroissance moyenne de 33% des femelles dans les groupes, le taux de croissance instantanée moyen du groupe est de +57%. L'augmentation des effectifs du groupe est la conséquence du recrutement de femelles.

En effet, un recrutement de femelles *yearlings* s'est effectué dans 31 groupes familiaux (81,6% des groupes familiaux) et un recrutement de femelles adultes a eu lieu dans 24 groupes familiaux (63,2%). Entre les deux années, le nombre médian de jeunes femelles recrutées, en tant que *yearlings* est de 2 ($N = 41$; 1^{er}-3^{ème} Q : 1-3), ce qui est significativement supérieur ($p=0,002$) au nombre médian de femelles *yearlings* recrutées en tant qu'adultes ($N = 41$; méd. = 1 ; 1^{er}-3^{ème} Q : 0-2). Quels paramètres influencent le recrutement de femelles ?

- Le nombre de femelles *yearlings* recrutées à l'année ($n+1$) ne semble dépendre ni des facteurs alimentaires (aux années $n-1$ et n), ni des paramètres démographiques du groupe à l'année (n) et ni du nombre de femelles adultes recrutées la même année (Tableau 19). Le modèle final n'est pas significatif ($F_{7,30} = 1,38$; $p = 0,28$; $r^2 = 0,07$).

- En revanche, le modèle final retenu pour expliquer le nombre de femelles adultes recrutées à l'année ($n+1$) fait intervenir le nombre de femelles *yearlings* à l'année (n) et le nombre de femelles *yearlings* recrutées à l'année ($n+1$) (Tableau 19). L'effet de ces deux paramètres démographiques influence positivement le recrutement des adultes à l'année ($n+1$).



Tableau 19 : Modèles Généraux de Régression (GRM) pour expliquer le nombre de femelles *yearlings* et le nombre de femelles adultes recrutées à l'année (n+1), en fonction des ressources alimentaires aux années (n-1) et (n) et en fonction des paramètres démographiques du groupe à l'année (n). *General Regression Model (GRM) for the recruitment of yearling and adults females based on food availability during the year (n-1) and year (n) and based on groups' demographic parameters during year (n).*

| Variables | df | F | p | b (r partiel) |
|--|----|-------|--------------------|---------------|
| Recrutement des <i>yearlings</i> | | | | |
| Effet retenu | | | | |
| aucun | | | | |
| Effet non sélectionné | | | | |
| Alim (n-1) | 2 | 2,19 | 0,13 | |
| <i>Yearlings</i> | 1 | 0,09 | 0,76 | |
| Alim (n) | 2 | 0,30 | 0,74 | |
| Adultes | 1 | 0,19 | 0,66 | |
| Recrut. Adultes | 1 | 3,24 | 0,08 | |
| Recrutement des adultes $R^2 = 0,60$; $F_{2,35} = 29,31$, $p < 0,00001$ | | | | |
| Effet retenu | | | | |
| <i>Yearlings</i> | 1 | 50,87 | < 0,0001 | 0,522 (0,77) |
| Recrut. <i>Yearlings</i> | 1 | 5,81 | 0,021 | 0,162 (0,38) |
| Effet non sélectionné | | | | |
| Alim (n-1) | 2 | 0,51 | 0,61 | |
| Alim (n) | 2 | 0,45 | 0,64 | |
| Adultes | 1 | 0,18 | 0,67 | |

I. 3 DISCUSSION

L'un des objectifs de cette partie a été de décrire la structure en âge des groupes. Globalement les groupes de sangliers, observés dans la forêt d'Arc-en-Barrois, sont caractérisés par des femelles jeunes, aussi bien pour les groupes adoptant une structure matrilineaire que maternelle. Le [Tableau 20](#) récapitule les prédictions concernant la structure en âge, le taux de croissance et le recrutement des individus, qui ont été testées et la validité de celles-ci.

Tableau 20 : Validité des prédictions testées sur l'évolution des familles entre deux épisodes reproductifs.

| Prédictions | | | Validité |
|-------------------------|----|--|------------|
| - La structure en âge | 1 | dans un groupe suit une loi logarithmique négative | Oui |
| | 2a | est corrélé négativement avec le nombre de <i>yearlings</i> | Oui |
| | 2b | n'est pas corrélé avec le nombre d'adultes | Pas montré |
| - Le taux de croissance | 2c | est corrélé aux productions forestières de l'année (n-1) | Oui |
| | 2d | n'est pas corrélé aux productions forestières de l'année (n) | Oui |
| - Recrutement | 3 | âge-dépendant | Oui |

A l'instar des résultats trouvés par Boitani et al. (1995) sur la structure en âge des femelles d'une population chassée, la structure en âge observée à l'intérieur des groupes suit une loi logarithmique négative. Ainsi, par inférence celle des femelles de la population d'Arc-en-Barrois doit être le reflet de celle obtenue en intra groupe.

La proportion d'individus survivants dans les groupes familiaux ne dépend pas de la classe d'âge des femelles. Un groupe composé de trois femelles à une année donnée sera constitué, l'année suivante, de deux individus survivants (adulte ou *yearling*) et éventuellement de femelles recrutées. Toutefois,



l'organisation sociale du groupe influence le nombre de femelles survivantes. **Les femelles des groupes d'individus uni-âge survivent mieux que les femelles des groupes multi-âge.** Deux hypothèses peuvent expliquer cette survie différentielle du nombre total de femelles dans les groupes familiaux en fonction de l'organisation sociale :

- Les groupes matrilineaires sont caractérisés par un effectif élevé de femelles ce qui a pour principale conséquence d'augmenter la probabilité qu'un prédateur (ici l'homme et les chiens de chasse) les repère (Krause & Ruxton 2002). Les groupes maternels, d'un effectif deux fois plus faible (Chapitre 1.2), ont, selon ce principe, environ deux fois moins de chance d'être localisé. La probabilité d'être repéré étant, de façon intuitive, corrélée à la probabilité de survie des individus, il en résulte que les femelles des groupes matrilineaires survivent moins longtemps.

- La deuxième hypothèse, déjà formulée à plusieurs occasions dans le chapitre 1 (voir aussi Chapitre 3.1), postule qu'un groupe uni-âge synchronise mieux "ses" comportements (e.g. prise de décisions), qu'un groupe multi-âge (Conradt & Roper 2003). Plusieurs auteurs (Krause & Ruxton 2002) catégorisent la synchronisation des comportements comme un des mécanismes anti-prédateurs.

N'ayant pas d'éléments supplémentaires pour soutenir l'une ou l'autre des hypothèses, je considère qu'elles peuvent être complémentaires.

Le deuxième objectif de cette partie a été d'estimer le taux de croissance des familles entre deux années et d'étudier les paramètres qui peuvent l'influencer. Le taux de croissance des familles est de $r = 0,21$, indiquant qu'une famille s'agrandit d'année en année. Néanmoins, le r ne prend en compte que les familles observées sur deux années successives, excluant les familles qui disparaissent, suite à la mort de toutes les femelles⁴⁷.

Le taux de croissance fluctue en fonction des paramètres démographiques du groupe et des disponibilités alimentaires. L'analyse montre que r est corrélé :

- négativement avec le nombre de femelles *yearling*
- négativement avec le nombre d'adultes invalidant ainsi la prédiction faite.

Pour les espèces vivant en groupe, une corrélation négative, entre r et les effectifs du groupe, est souvent décrite (Hsu & Lin 2001). L'effet de l'interaction de ces deux classes d'âge sur r montre une décroissance globale de celui-ci plus le nombre de femelles dans le groupe augmente, mais cette tendance s'inverse pour les groupes constitués d'un nombre important d'individus (Figure 22). Toutefois, même si la pente de l'interaction devient positive à partir d'une valeur seuil (>3 individus de même classe d'âge), r sera toujours négatif⁴⁸, dans des cas réalistes.

Les femelles sélectionnent-elles une stratégie de groupe visant à maximiser leur *fitness* ?

Le groupe de trois femelles entraînant le meilleur taux de croissance, c'est-à-dire possédant la meilleure *fitness* globale, est composé de deux *yearlings* et d'une femelle adulte ($r = 0,25$)⁴⁹. De fait, les

⁴⁷ Si les 12 groupes (sur les 34 dont le suivi s'arrête en fin d'année, Figure 13), dont l'ensemble des femelles disparaît, sont rajoutés dans l'analyse, l'accroissement annuel passe de 57% à 20%. Puisque les groupes suivis reflètent la population, cet accroissement doit être proche de l'accroissement annuel des femelles de la population et il ne peut en aucun cas lui être inférieur.

⁴⁸ Pour que r redevienne positif, il faudrait avoir, au minimum, soit 4 adultes et 8 *yearlings*, soit 10 adultes et 4 *yearlings* !!

² Les groupes constitués de : A= 2 + Y= 1 ont un $r = 0,22$, ceux composés de : A= 3, $r = -0,1$ et ceux de Y= 3, $r = -0,02$.



groupes les plus fréquemment observés dans la population d’Arc-en-Barrois possèdent un taux de croissance optimum. Il est possible que la décroissance de r en fonction de la taille des groupes résulte d’une compétition intra-groupe ; compétition qui a, pour principale conséquence, de ne pas optimiser les paramètres de reproduction ([Chapitre 2.4](#)).

Les disponibilités alimentaires entre les deux années n’influencent pas le taux de croissance, en revanche celles disponibles l’année précédente ont un effet différentiel sur r ; en effet, une absence de fructification, ou d’une glandée, augmente r par rapport à une année de fainée. Au moins quatre hypothèses peuvent être avancées pour expliquer les effets distincts des disponibilités alimentaires sur le taux de croissance :

- (a) Les disponibilités alimentaires influencent distinctement la taille des portées. Une fainée entraînant des tailles de portée plus petites. Cette hypothèse a été testée dans le [Chapitre 2.4](#).
- (b) Les trois catégories de disponibilités alimentaires ont un effet différentiel sur la sexe-ratio des jeunes. Dans ce cas, une glandée ou une absence de productions forestières auraient pour conséquence de biaiser la sexe-ratio des jeunes en faveur des femelles, permettant ainsi d’augmenter le recrutement des jeunes femelles l’année suivante. Cette hypothèse a été testée au [Chapitre 2.3](#) et [2.4](#).
- (c) Les disponibilités alimentaires influencent distinctement la survie des jeunes. Une fainée entraînant une survie juvénile plus faible. Cette hypothèse n’a pas été testée dans ce manuscrit.
- (d) Les trois catégories de disponibilités alimentaires ont un effet différentiel sur la participation à la reproduction des femelles. Cette hypothèse a été testée au [Chapitre 2.4](#).

Faute d’aucuns éléments supplémentaires nécessaires à valider ou invalider ces hypothèses, je les considère actuellement comme complémentaires les unes des autres. Avec les informations obtenues dans les parties suivantes, la validité de ces hypothèses a été reconsidérée en fin de chapitre.

Le dernier objectif de cette partie a été de quantifier le recrutement des femelles à l’intérieur des familles. L’analyse a montré que le recrutement des femelles est âge-dépendant. Au cours de la période de changement en âge⁵⁰, deux jeunes femelles sont recrutées en tant que femelles *yearlings* et une femelle *yearling* est recrutée en tant que femelle adulte.

Trois constats supplémentaires découlent de cette analyse :

- D’une manière globale et un peu surprenante, les productions forestières de l’année précédente ne semblent pas influencer le nombre de femelles recrutées. Le taux de croissance, calculé sur la base des individus recrutés et à partir des femelles survivantes, étant dépendant de ce paramètre, une corrélation entre le recrutement des femelles et les disponibilités alimentaires aurait pu être trouvé.
- Le recrutement des femelles *yearlings* ne semble dépendre d’aucun des paramètres étudiés. Ce résultat peut s’expliquer par (i) un taux de survie faible des animaux de cette classe d’âge ([Gaillard et al. 1987](#)) et (ii) du facteur très stochastique de la prédation, par la chasse, sur les familles étudiées. Toutefois, d’autres paramètres comme le nombre de jeunes à l’année ($n-1$) et la sexe-ratio de ces derniers pourraient avoir une influence sur le recrutement des femelles *yearlings*.
- De façon intuitive, le nombre de femelles adultes recrutées dans le groupe est corrélé positivement avec le nombre de *yearlings* présent l’année précédente. Cependant, la **corrélation entre le nombre de**

³ Période arbitraire ([Matériels et Méthodes](#)), puisque le processus est continu pour l’animal.



yearlings recrutées et le nombre d'adultes recrutées est plus étonnante. Une explication possible est qu'il existe un lien génétique fort entre ces individus, favorisant ainsi l'émergence de la sélection de parentèle. En effet, si une femelle *yearling* se reproduit, l'Investissement Parental, nommé IP (sensu [Evans 1990](#), [cadre 6](#)) qu'elle "fournit" peut alors être biaisé en faveur des jeunes femelles, "pour" que celles-ci soient recrutées l'année suivante ([Silk 1983](#)).

Le biais dans l'IP pouvant être pré- et/ou post-natal, celui-ci peut affecter autant la sexe-ratio (production de plus de femelles) qu'une croissance différentielle des jeunes femelles. Dans la population d'Arc-en-Barrois, [Servanty \(2003\)](#) montre que la sexe-ratio foetale, d'une femelle *yearling*, ne diffère pas d'une valeur de 0,5 (autant de mâles que de femelles) et montre également que le taux de croissance des jeunes de l'ensemble de la population n'est pas dépendant du sexe. De fait, les résultats de [Servanty \(2003\)](#), invalident l'hypothèse faite ici, sauf que :

- la sexe-ratio primaire (foetale) n'est peut-être pas égale à la sexe-ratio secondaire (en raison principalement de la mortalité des jeunes) ;
- le taux de croissance des jeunes est peut-être fonction de l'âge de la mère (variable non étudiée par [Servanty 2003](#)). Ainsi suivant le sexe des jeunes et l'âge de leur mère, un taux de croissance différentielle peut être envisagé.

Les données et les connaissances sur le sanglier ne permettent pas actuellement (voir Chapitre 3), de valider ou d'invalider les deux remarques faites ci-dessus. Aussi, la corrélation entre le recrutement des adultes et celui des *yearlings* reste un mystère non élucidé...pour l'instant.



II. ... Et des familles qui se séparent...

La taille optimale des groupes n'étant pas une caractéristique fixe, mais fluctuante en fonction des contraintes spéci-spécifique et écologique (disponibilité alimentaire et prédation essentiellement), les individus du groupe peuvent se séparer, temporairement ou définitivement, pour augmenter leur valeur adaptative (Wittenberg 1980, Giraldeau & Gillis 1985, Cadre 1).

A partir de leur état physiologique et/ou de leurs caractéristiques phénotypiques, il est possible de distinguer, pour un individu, son appartenance à différentes classes. Ainsi, les individus peuvent être classés en fonction de leur sexe, âge, état reproducteur...Ceux qui appartiennent à une même classe possèdent un budget-temps spécifique (Chapitre 1.3) similaire. Cette dernière particularité peut favoriser le regroupement entre individus de même classe et, au contraire, provoquer une ségrégation pour des classes différentes (Conradt 1998b, Ruckstuhl 1998). L'exemple le plus étudié, chez les ongulés, concerne la ségrégation des sexes (Conradt 1998a, Ruckstuhl 1999, Bon et al. 2001, Ruckstuhl & Neuhaus 2002, Bonnefant et al. 2004).

Cette ségrégation des sexes est initialement opérée suite à l'asymétrie de dispersion (Greenwood 1980, Dobson 1982). Cependant, comme le soulignent Clutton-Brock & Albon (1985), chez les espèces matrilineaires, une dispersion des jeunes femelles, suite à une forte augmentation de la taille du groupe⁵¹ peut se produire. Chez les espèces adoptant une stratégie sociale de type matrilineaire, la dispersion des femelles est coûteuse car elle s'accompagne :

- d'un fort taux de mortalité lié aux mécanismes de dispersion (Clobert et al. 2001)
- d'une intolérance, socio-spatiale, des animaux non liés génétiquement (Clutton-Brock et al. 1982a, Hoogland 1995).

Par conséquent, les jeunes femelles qui se dispersent ne peuvent se "fixer" sur un territoire précis (Clutton-Brock et al. 1982a). Pour optimiser de tels comportements, un des mécanismes pourrait être de quitter le groupe, à deux ou à plusieurs (Sugiyama & Ohsawa 1982, Hoogland, 1995). Lefebvre et al. (2003) remarquent que peu d'études détaillent les conditions de rupture engendrée par les jeunes femelles, et ils expliquent ce constat : d'une part en raison d'une nécessité de suivi à long terme et d'autre part, par une rareté des espèces présentant à la fois une asymétrie de dispersion et des éclatements de groupe. Par ailleurs, ces auteurs indiquent qu'une fission du groupe matrilineaire peut également être initialement engendrée par l'individu matriarche (Oi 1988, Ménard & Vallet 1993). Une absence de la femelle matriarche (e.g. suite à une mortalité), "réduit" les liens sociaux entre les autres femelles, diminue la force de la sélection de parentèle et peut, par conséquent, entraîner un éclatement du groupe.

Tsarev (1991) montre, à partir du suivi d'une famille, que celle-ci est relativement stable entre deux

L'objectif de cette partie est de tester l'hypothèse d'une stabilité de la structure matriarcale des sangliers de la population forestière d'Arc-en-Barrois. D'une manière plus large, cette hypothèse permet d'analyser une éventuelle stabilité des familles entre deux années, et les facteurs qui peuvent l'influencer.

⁵¹ La densité de la population peut également entraîner, d'une manière indirecte, la dispersion sociale des jeunes femelles et donc une séparation du groupe (Melnick & Kidd 1983). En effet, la taille des groupes est généralement corrélée positivement à la densité de la population (Clutton-Brock & Albon 1985, Hoogland 1981, Chapitre 4)



années, sauf si les femelles *yearlings* se reproduisent, auquel cas, le groupe éclate. Cet auteur observe également d'autre cas de séparation, mais il n'explique pas leur origine⁵². Janeau et al. (1988), en milieu camarguais (i.e. avec des groupes formés d'une mère et de ses jeunes, [Chapitre 1. discussion](#)), ne montrent pas de modification de l'organisation sociale entre les jeunes sœurs après la disparition de leur mère. En revanche, ces auteurs indiquent que la réduction des liens mère-jeunes, suite à la disparition de la mère, a pour conséquence, chez les jeunes femelles, de ralentir la croissance, de retarder la maturité sexuelle et de réduire l'espérance de vie.

La [Figure 13](#) montre qu'entre deux années certaines familles se séparent et que ce phénomène est assez rare. Ainsi, après avoir clarifié la proportion de groupes stables et instables, les mécanismes amenant à une éventuelle fission ont été examinés. Les paramètres liés à la taille du groupe devraient avoir un effet sur celle-ci.

- Plus la taille du groupe est élevée et plus celui-ci devrait se scinder pour que les individus ré-augmentent leur valeur adaptative, comme le supposent les différentes études théoriques ([Wittenberg 1980](#), [Sibly 1983](#), [Giraldeau et Gillis 1985](#)) et empiriques ([Williams et al. 2003](#)). Etant âge-dépendant ([Chapitre 2.2](#)) le recrutement des individus dans un groupe est biaisé en faveur des femelles *yearlings* : plus le nombre de femelles *yearlings* recrutées est grand et plus la probabilité que le groupe éclate devrait être importante (**prédiction 1a**). De plus, comme le taux de croissance dépend du nombre d'adultes dans le groupe, ce dernier paramètre devrait également influencer positivement la probabilité de éclatement du groupe (**prédiction 1b**), tout comme l'absence de la femelle matriarche (**prédiction 1c**).

- Les ressources alimentaires devraient également influencer l'instabilité des familles. Une importante productivité forestière l'année précédente, augmentant la taille de portée des femelles à l'année (n-1) ([Mauget 1980](#), [Aumaitre et al. 1982](#), [Servanty 2003](#)) et par inférence, le taux de croissance du groupe à l'année (n) ([Chapitre 2.1](#)), devrait influencer l'éclatement (**prédiction 2a**).

[Tableau 21](#) : Prédications concernant la stabilité de la structure matriarcale.

| Prédications | |
|-----------------------------|---|
| Paramètres démographiques | 1a No. <i>yearlings</i> corrélé positivement avec un événement de scission |
| | 1b No. adultes corrélé positivement avec un événement de scission |
| | 1c l'absence de la matriarche augmente la prob. de séparation |
| Fructifications forestières | 2a à l'année (n-1) augmente la prob. de fission |
| | 2b à l'année (n) augmente la prob. de scission |

Les ressources alimentaires de l'année (n) devraient également influencer l'éclatement des groupes. Une forte alimentation diminue la compétition inter-groupes et donc, si la taille du groupe est régit par ce type de compétition, une réduction du nombre d'individus par groupe devrait être observée, réduction occasionnée par une scission (**prédiction 2b**). Au contraire, de faibles disponibilités alimentaires provoquent une augmentation de la compétition inter-groupes, induisant de facto, la formation de groupe de taille élevée sans scission ([Chapitre 3.4](#)).

⁵² L'article de Tsarev (1991) est écrit en russe. La version en ma possession provient d'une traduction de I.R.G.M. de Toulouse. La compréhension de la traduction n'est pas toujours limpide, aussi il est possible que Tsarev explique les origines exactes des rares séparations qu'il observe, sans que cela apparaisse clairement dans la traduction.



II. 1 METHODES

L'étude de l'évolution des familles, entre deux années, a été réalisée en tenant compte des paramètres intra-groupes et des paramètres liés aux ressources alimentaires. L'analyse a été faite à partir des 17 familles illustrées dans la [Figure 13](#).

Influence des paramètres intra-groupe sur la stabilité sociale :

- Deux modèles log-linéaire⁵³ de type hiérarchique ont été, dans un premier temps, effectués pour étudier la structure de l'association statistique entre les variables séparation (variable binaire, pas de séparation = 0 ; séparation = 1), le recrutement des femelles *yearlings* (variable binaire), le recrutement des femelles adultes (variable binaire), l'organisation sociale à l'année n (3 modalités) et l'organisation sociale à l'année n+1 (3 modalités). Le premier modèle analyse les liens entre l'éclatement du groupe et le recrutement et le deuxième ceux existants entre l'éclatement et l'organisation sociale.

- Dans un deuxième temps, pour analyser un éventuel éclatement (variable binaire) en fonction du nombre de femelles recrutées, un modèle de régression logistique a été appliqué. Le modèle initial est constitué du nombre de femelles *yearlings* recrutées (prédicteur continu), du nombre de femelles adultes recrutées (prédicteur continu) et du nombre de femelles adultes dans le groupe à l'année n+1 (prédicteur continu). La méthode d'estimation retenue correspond à la statistique du khi-deux du rapport de vraisemblance et le modèle final a été sélectionné à partir d'une procédure pas à pas descendante.

- Un test de Fisher a été opéré pour connaître l'influence de la présence/absence de la femelle matriarche sur un probable éclatement du groupe. Bien que l'étude d'une éventuelle séparation se fait à l'année n+1, la femelle matriarche correspond à la femelle la plus âgée à l'année (n).

- Enfin, les effets de différents facteurs susceptibles d'influencer les paramètres démographiques du groupe à l'année (n+1) (No. de femelles *yearlings*, No. de femelles adultes et No. total de femelles) ont été testés par des modèles généraux de régression. Les modèles initiaux testés sont composés de l'interaction entre une hypothétique fission (variable binaire) et le taux de croissance (prédicteur continu) ainsi que les effets simples de ces deux variables. La sélection du modèle final a été exécutée à partir d'une procédure pas à pas descendante.

Influence des disponibilités alimentaires sur la stabilité sociale :

- Pour analyser les liens existants entre les ressources alimentaires et une possible séparation du groupe, un modèle log-linéaire de type hiérarchique a été dans un premier temps réalisé. Il se compose de la variable séparation (variable binaire), des disponibilités alimentaires à l'année (n-1) (3 modalités) et des disponibilités alimentaires à l'année (n) (3 modalités).

- Toutefois, l'association entre les disponibilités alimentaires à l'année (n-1) et celles à l'année (n) étant très forte ([Matériel & Méthodes](#)), deux modèles linéaires généralisés avec une distribution binomiale et un lien logit ont été dans un second temps réalisés. Le premier modèle de régression logistique a analysé les effets des ressources alimentaires à l'année (n-1) sur une éventuelle fission et, le deuxième, l'influence des ressources alimentaires à l'année (n) sur l'éclatement des groupes. La méthode d'estimation retenue, pour chaque modèle, correspond à la statistique du khi-deux du rapport de vraisemblance.

⁵³ Pour des détails sur les modèles log-linéaires, j'invite le lecteur à (re)lire les méthodes du [Chapitre 1.2](#).



II. 2 RESULTATS

L'influence des paramètres intra-groupes sur la stabilité sociale. Globalement sur les 38 groupes familiaux suivis sur deux ans, 24 (63%) sont stables et 14 (37%) se sont séparés. Les groupes sont significativement plus stables ($p=0,036$) que ne le prédit une distribution aléatoire. La scission du groupe a engendrée soit la formation de deux unités (93%) soit de trois unités (7%). Pour les groupes éclatés, dans 14 cas (100%) un recrutement de femelles *yearlings* s'est opéré et dans 8 cas (57%) il s'agit d'un recrutement de femelles adultes. Les liens qui existent entre la probabilité qu'un groupe se scinde et les recrutements des femelles adultes et *yearlings* sont montrés dans le [Tableau 22](#).

Tableau 22 : Analyse de la stabilité sociale des groupes par des modèles log-linéaire. Recrutement des femelles *yearlings* (noté 1), éclatement (noté 2), recrutement des femelles adultes (noté 3), l'organisation sociale à l'année (n) (noté 4), structure sociale à l'année (n+1) (noté 5), ressources alimentaires à l'année (n-1) (noté 6) et ressources alimentaires à l'année (n) (noté 7). *Analyses of associations by a log-linear models between different variables: recruitment of yearling females (called 1), fission (called 2), recruitment of adult females (called 3), social organisation for year n (called 4), social structure for year n+1 (called 5), food in year n-1 (called 6) and food in year n (called 7).*

| Modèles | | déviance | ddl | Δ ddl | Δ déviance | P |
|-----------------------------|----------------------------|--------------|-----------|--------------|-------------------|---------------|
| Recrutement | Modèle de référence | 4.85 | 4 | | | |
| | Modèle saturé {31, 32, 21} | 0.02 | 1 | 3 | 4.83 | 0.18 |
| | association (13) | 0.44 | 2 | 1 | 0.42 | 0.52 |
| | association (12) | 4.31 | 2 | 1 | 4.29 | 0.038 |
| | association (23) | 0.59 | 2 | 1 | 0.57 | 0.45 |
| | Modèle sélectionné | | | | | |
| | association {3, 12} | 0,78 | 3 | 1 | 4,07 | 0,044 |
| Organisation sociale | Modèle de référence | 22.93 | 12 | | | |
| | Modèle saturé {45, 25, 24} | 3.28 | 4 | 8 | 19.65 | 0.012 |
| | association (24) | 19.35 | 6 | 2 | 16.07 | 0.0004 |
| | association (25) | 3.71 | 6 | 2 | 0.43 | 0.86 |
| | association (45) | 6.72 | 8 | 4 | 3.29 | 0.51 |
| | Modèle sélectionné | | | | | |
| | association {4, 25} | 32.63 | 10 | 2 | 15.38 | 0.0003 |
| Ressources ALIM. | Modèle de référence | 46.93 | 12 | | | |
| | Modèle saturé {72, 62, 76} | 1,1928 | 4 | 8 | 45,74 | 0,00002 |
| | association (72) | 1.34 | 6 | 2 | 0.15 | 0.93 |
| | association (62) | 4.06 | 6 | 2 | 3.41 | 0.18 |
| | association (76) | 39.56 | 8 | 4 | 38.37 | <0.00001 |
| | Modèle sélectionné | | | | | |
| | aucun | | | | | |

La proportion de variance expliquée par le modèle log-linéaire final est de 16,08%. Ainsi le modèle sélectionné indique qu'il existe une association partielle entre la séparation du groupe et le recrutement des *yearlings*, et ce lien ne varie pas en fonction du recrutement, ou non, des femelles adultes. Ce modèle



montre également qu'il n'existe pas de lien entre le recrutement des adultes et ni le recrutement des *yearlings*, ni la scission du groupe.

De manière similaire, le modèle final retenu pour expliquer la probabilité de fission en fonction du nombre d'individus recrutés et du nombre total d'individus (Figure 23) ne prend en compte que le nombre de femelles *yearlings* (Figure 24, $\chi^2 = 16,72$; $p < 0,0001$) et il explique 32,18% de la proportion de variance. Ainsi ni le nombre de femelles adultes recrutées ($\chi^2 = 0,06$; $p = 0,8$), ni le nombre total de femelles adultes ($\chi^2 = 3,49$; $p = 0,062$) et ni l'interaction entre le nombre de femelles *yearlings* et adultes recrutées ($\chi^2 = 0,02$; $p = 0,9$) n'influencent une éventuelle fission du groupe. Toutefois, l'ensemble des femelles, tout âge confondu, influence la scission des groupes ($\chi^2 = 8,87$; $p = 0,003$).

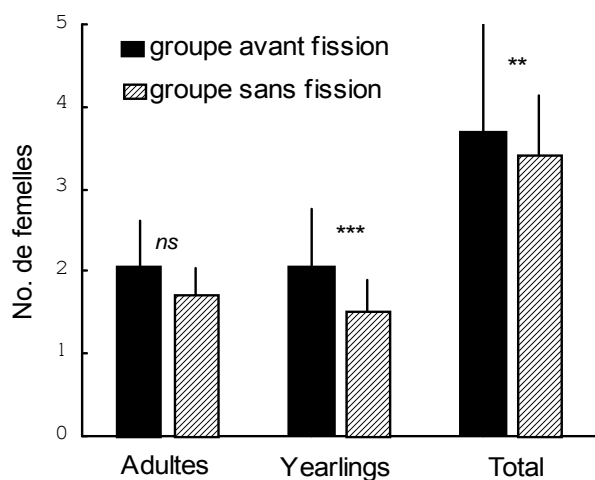


Figure 23 : Nombre de femelles adultes, *yearlings* et total du groupe, avant un éventuel éclatement. Mean (\pm CI) number (adult females, *yearlings* females and all individuals) in the social groups for 14 groups that underwent fission and 27 groups that did not split.



Figure 24 : Régression logistique entre le nombre de femelles *yearlings* recrutées et la probabilité que le groupe se scinde. Logistic regression between the number of *yearlings*' females and the likelihood that group underwent fission.

Les liens qui existent entre la probabilité qu'un groupe éclate et l'organisation sociale du groupe familial aux années n et $n+1$ sont montrés dans le Tableau 22. La proportion de variance expliquée par le modèle log-linéaire retenu est de 32,92%. Le modèle sélectionné indique qu'il existe une association partielle entre la séparation et l'organisation sociale à l'année ($n+1$), et ce lien ne varie pas quelle que soit l'organisation sociale adoptée à l'année (n). Ce modèle montre également qu'il n'existe pas de lien entre l'organisation sociale à l'année (n) et

- l'organisation sociale à l'année ($n+1$),
- l'éclatement du groupe à l'année ($n+1$).

Parmi les 31 groupes, comportant à l'année ($n+1$) la femelle matriarche de l'année (n), 12 (39%) se sont scindés en plusieurs groupes. Il en est de même pour les deux groupes qui ne comportent plus la femelle matriarche. En raison des faibles effectifs, l'influence de la présence/absence de la matriarche sur l'éclatement des groupes n'est pas significative ($p = 0,17$).



Le nombre total de femelles dans le groupe à l'année (n+1) n'est pas influencé par une éventuelle scission ($F_{1,54} = 2,45$; $p = 0,12$), ni par l'interaction entre le taux de croissance du groupe et une probable séparation ($F_{1,54} = 2,83$; $p = 0,097$). Cependant plus le taux de croissance est élevé et plus la taille du groupe sera importante (Figure 25a, $F_{1,54} = 7,28$; $p = 0,009$; $r^2 = 0,12$). Le nombre d'adultes dans le groupe à l'année (n+1) ne dépend ni du taux de croissance ($F_{1,54} = 0,01$; $p = 0,94$), ni d'une scission ou non du groupe ($F_{1,54} = 0,52$; $p = 0,47$). Toutefois, ces deux paramètres sont gardés dans le modèle final ($F_{3,52} = 3,17$; $p = 0,031$; $r^2 = 0,15$) car leur interaction est significative (Figure 25b, $F_{1,53} = 8,88$; $p = 0,004$).

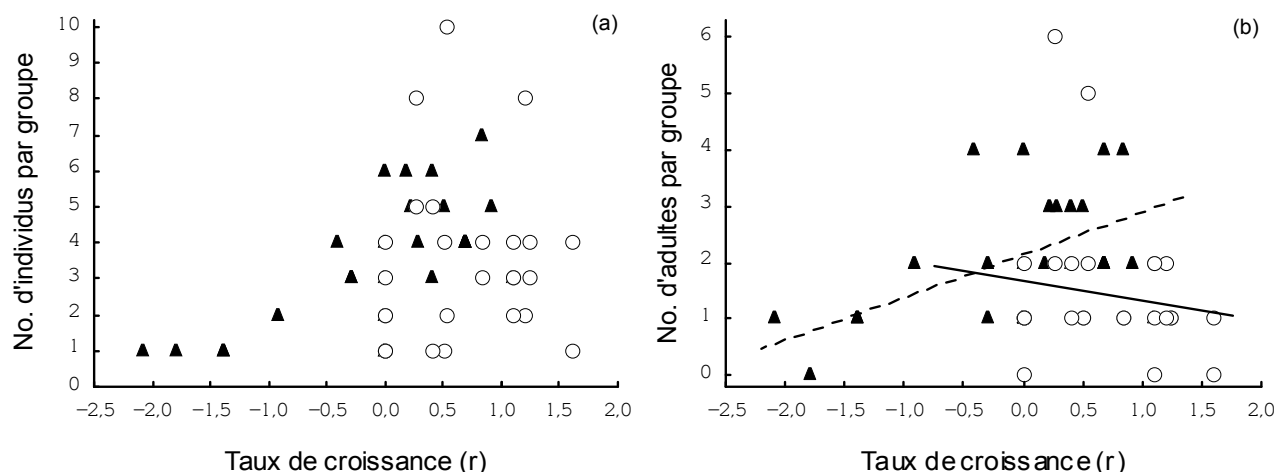


Figure 25 : Nombre d'individus (a) et d'adultes (b) par groupe à l'année (n+1) en fonction du taux de croissance (r) et d'une éventuelle séparation (triangle : groupe sans fission, régression en trait pointillé ; rond : groupe qui a éclaté, régression en trait plein). *Number of individuals (a) and adult female (b) in the social group in relation to the exponential growth rate (r) of the group and fission event (triangle: group without fission, regression in dotted line; round: group with fission, regression in solid line).*

Enfin, le nombre de femelles *yearlings* dans le groupe à l'année (n+1) n'est pas influencé par un événement de scission ($F_{1,54} = 0,05$; $p = 0,82$), ni par l'interaction entre le taux de croissance du groupe et une éventuelle séparation ($F_{1,54} = 0,01$; $p = 0,91$). Néanmoins plus le taux de croissance sera élevé et plus le nombre de femelles *yearlings* par groupe sera important ($F_{1,54} = 10,20$; $p = 0,003$; $r^2 = 0,16$).

L'influence des disponibilités alimentaires sur la stabilité sociale. Le modèle initial, pour expliquer l'éclatement du groupe en fonction des disponibilités alimentaires (Tableau 22), n'indique aucune association significative entre ces variables, hormis celle concernant le lien entre les disponibilités alimentaires entre les deux années. Toutefois, analysées d'une manière indépendante :

- les disponibilités alimentaires à l'année n-1 influencent significativement la ségrégation du groupe ($\chi^2 = 7,81$; $p = 0,029$). Ainsi, une fructification forestière, glandée ou fainée, l'augmente fortement et de façon significative (prob. (fission) > 0,79) par rapport à une année (n-1) sans production forestière (prob. (fission) = 0,44).
- les disponibilités alimentaires à l'année (n) ne semble pas influencer une éventuelle scission du groupe ($\chi^2 = 2,847$; $p = 0,24$).



II. 3 DISCUSSION

L'objectif de cette partie a été de tester l'hypothèse d'une stabilité de la structure matriarcale. Les résultats ont montrés que les familles de sangliers, de la population forestière d'Arc-en-Barrois, se caractérisent par une grande stabilité inter-annuelle. Comme constatée par Tsarev (1991), une scission du groupe peut néanmoins se produire entraînant la formation de deux ou trois lignées maternelles. Bien qu'entre deux années **une scission du groupe apparaisse dans un tiers des cas, ce phénomène se produit dans 9 (53%) des 17 familles étudiées**. L'hypothèse de la stabilité de la structure matriarcale étant vérifiée, les conséquences importantes d'une telle stabilité ont été étudiées au [Chapitre 3](#).

Toutes les prédictions faites, pour expliquer un probable éclatement de la famille, supposent une corrélation positive entre l'instabilité de la famille et la variable testée. D'après les résultats récapitulés dans le [Tableau 23](#), seulement deux des cinq prédictions se vérifient nettement.

[Tableau 23](#) : Validité des prédictions testées.

| Prédictions | | Validité |
|---------------------------|--|------------|
| Paramètres démographiques | 1a No. <i>yearlings</i> corrélé positivement avec une scission | OUI |
| | 1b No. adultes corrélé positivement avec une scission | Pas montré |
| | 1c l'absence de la matriarche augmente la prob. d'éclatement | Pas montré |
| Ressources alimentaires | 2a à l'année (n-1) augmentent la prob. de séparation | OUI |
| | 2b à l'année (n) augmentent la prob. de scission | Pas montré |

D'une manière quantitative, les paramètres démographiques influencent une éventuelle scission, hormis le nombre de femelles adultes dans le groupe. Ainsi le phénomène de séparation est âge-dépendant. Plus la taille du groupe est importante, et pour être plus précis, **plus le nombre de femelles *yearlings* dans le groupe est élevé et plus la probabilité que celui-ci éclate augmente**. A l'intérieur des groupes de sangliers, il semble donc exister des mécanismes de régulation démographique qui réduisent et/ou empêchent, peut-être, une compétition intra-groupe (Chapitre 2.4), permettant ainsi d'optimiser la valeur adaptative des individus (Sibly 1983, Krause & Ruxton 2002).

Cependant, la magnitude (δ) de la courbe de régression logistique (Kokko 2003) de la [Figure 24](#) est très élevée, indiquant qu'il n'y a pas vraiment de nombre fixe de femelles *yearlings* qui amène à une scission du groupe. Ce constat implique que d'autres facteurs doivent intervenir dans la "décision" d'un éclatement du groupe ([Chapitre 3](#)).

- un de ces facteurs pourrait être la participation à la reproduction des femelles *yearlings*. En effet, en raison d'un décalage temporel dans les dates de parturition entre les femelles adultes et les femelles *yearlings*, les besoins physiologiques liés à chaque classe de femelles pourraient être différents, entraînant une ségrégation entre les individus. Cette hypothèse a été testée initialement dans la partie suivante et l'analyse a été complétée dans le [Chapitre 3.1](#).



- un autre de ces facteurs aurait pu être l'absence de la femelle matriarche. Les données étant insuffisantes à ce sujet, il n'est pas possible de vérifier cette hypothèse (e.g. [Oi 1988](#), [Ménard & Vallet 1993](#)), mais elle ne doit pas être écartée⁵⁴ ([Chapitre 3](#)).

Enfin, l'absence d'effet significatif du nombre de femelles adultes sur un éventuel éclatement de la famille pourrait s'expliquer, simplement, en raison de l'effectif réduit de cette catégorie de femelles dans le groupe ([Chapitre 1.2](#)). En effet, la quantité relativement faible de femelles adultes a pour conséquence de limiter (i) les fortes fluctuations démographiques et (ii) la compétition entre les femelles ([Chapitre 2.4 et 3](#)). Il est intéressant de souligner qu'aucun groupe de structure maternelle d'adultes ne s'est séparé.

Dans un deuxième temps, l'analyse a montré que les disponibilités alimentaires peuvent également influencer la stabilité de la famille. La production forestière de l'année précédente (n-1) influe fortement sur la scission de la famille, alors que celle de l'année en cours (n), ne semble pas agir sur ce phénomène. Deux hypothèses au moins peuvent expliquer l'importance des disponibilités alimentaires de l'année (n-1) sur une éventuelle scission de la famille :

- la première repose sur le constat qu'une forte productivité forestière à l'année (n-1) (glandée ou fainée) entraîne une augmentation de la taille de portée à l'année (n-1) ([Mauget 1980](#), [Aumaitre et al. 1982](#), [Servanty 2003](#)), et par conséquent un accroissement de la taille de la famille l'année suivante. Or plus les effectifs du groupe augmentent, plus la probabilité de séparation s'élève. Toutefois, le recrutement des femelles *yearlings* n'est pas corrélé aux disponibilités alimentaires à l'année (n-1) ([Chapitre 2.1](#)), ce qui suppose que les liens - forte productivité forestière à l'année (n-1), taille de portée élevée à (n-1) et éclatement de la famille à l'année (n) - ne sont pas directs.

- la deuxième pourrait être que les disponibilités alimentaires à l'année (n-1) influencent la reproduction des femelles *yearlings*, ce qui, de facto, conduit à une scission du groupe. Cette hypothèse a été discutée à la fin du chapitre, après avoir analysé l'influence de la reproduction des femelles *yearlings* sur l'éclatement des familles ([Chapitre 2.3](#)) et étudié l'importance des disponibilités alimentaires sur une première participation à la reproduction ([Chapitre 2.4](#)).

L'absence de corrélation entre les ressources alimentaires à l'année (n) et la scission du groupe est assez surprenante. Cela suppose, soit que la compétition inter-groupes, si elle existe, ne dépend pas des productivités forestières présentes, soit qu'une faible compétition inter-groupes, en raison d'une fructification importante, n'entraîne pas forcément de réduction de la taille du groupe. Les données et les connaissances sur le sanglier, ne permettent pas, actuellement de soutenir ou de rejeter l'une ou l'autre des deux suppositions (mais voir [Chapitre 3.4](#)).

⁵⁴ En plus des deux cas précédemment décrits, de relation entre un éclatement du groupe et l'absence de la femelle matriarche, la séparation de la famille 12, groupe 4, entre les 4 sœurs *yearlings* (individu 27-30) pourrait s'expliquer par la disparition (inexpliquée) de leur mère (femelle 32).



III. Associations mère-filles et ses conséquences...

Life-history patterns in female wild boars (*Sus scrofa*): mother-daughter postweaning associations

G. Kaminski, S. Brandt, E. Baubet, and C. Baudoin
Can. J. Zool. 83: 474-480 (2005) doi: 10.1139/Z05-019

Abstract: Mother-daughter postweaning associations in wild boars (*Sus scrofa* L., 1758) were investigated using 12 years' data from a wild population in Champagne, France. In the wild boar, a polygynous ungulate species, females (i) can reproduce as soon as they are *yearlings* and (ii) generally have large litters, in contrast to many other ungulate species. It is generally thought that their social organization is centred around groups of adult females and their off- spring, but genealogical relationships in female groups have never been studied. Hence this species is suitable for testing the hypothesis of a matrilineal social organization. We studied the occurrence and strength of mother-daughter associations before and after the first potential breeding of *yearling* females, using a total of 85 individuals. Seasonal fluctuations in associations were observed, but after weaning, daughters generally remained with the mother. When leaving their natal group, *yearling* females formed new kin groups with sisters. Two important factors involved in the postweaning associations were adult and *yearling* reproductive participation and maternal age. The present study constitutes the first clear demonstration that family groups, with overlapping generations of females, represent the typical social organization in a forest wild boar population.

Résumé : Le prolongement des liens mère-filles après sevrage est étudié, à partir de données collectées durant 12 ans chez une population sauvage du sanglier (*Sus scrofa* L., 1758) en Champagne, France. Le sanglier, ongulé polygyne, se caractérise par (i) la possibilité pour les femelles de participer à la reproduction dès l'âge de 1 an et (ii) une portée souvent de taille importante contrairement à beaucoup d'autres espèces d'ongulés. De plus, on considère généralement que l'organisation sociale est basée sur des groupes de femelles adultes avec leurs jeunes, mais les relations généalogiques de ces groupes n'ont jamais été étudiées. Cette espèce est donc appropriée pour tester l'hypothèse de l'existence d'une structure sociale de type matrilineaire. À partir du suivi de 85 jeunes femelles âgées de 1 an, nous avons étudié les occurrences et la force des associations mère-filles avant et après la première reproduction potentielle des jeunes femelles. Il y a des fluctuations saisonnières de ces associations mais, après sevrage, les jeunes femelles restent généralement avec leur mère. L'abandon du groupe natal par les jeunes femelles s'accompagne de la formation de nouveaux groupes de soeurs. La participation des mères et des jeunes femelles à la reproduction, ainsi que l'âge des mères constituent des facteurs importants pour le prolongement des associations mère-filles. Notre étude montre pour la première fois de façon claire que les groupes familiaux, avec chevauchement de plusieurs générations de femelles, constituent l'organisation sociale typique d'une population sauvage de sangliers en milieu forestier.

Introduction

In many mammal species, the persistence of the association between a mother and her young beyond the period of physical dependency is an important factor in social-system stability. Generally, in polygynous ungulates, dispersal is male-biased and social groups are often formed of closely related, philopatric females. Postweaning associations between mother and daughter have been described in several species of ungulates: red deer, *Cervus elaphus* L., 1758 (Guinness et al. 1979); zebu cattle, *Bos taurus* L., 1758 (Reinhardt & Reinhardt 1981); bison, *Bison bison* (L., 1758) (Green et al. 1989; Brookshier & Fairbanks 2003); bighorn sheep, *Ovis canadensis* Shaw, 1804 (L'Heureux et al. 1995); and mouflon, *Ovis aries* L., 1758 (LePendou et al. 1995). Interspecific comparisons suggest that the duration of mother-daughter associations fluctuates with ecological and demographic factors, such as predation (Rowell 1991), density of foliage cover (Lawrence 1990), food availability, and population density (L'Heureux et al. 1995). Moreover, mother-daughter associations may be influenced by social constraints, such as maternal age and (or) social status (Clutton-Brock et al. 1982a; Green et al. 1989; Festa-Bianchet 1991), the mother's next reproduction (Guinness et al. 1979; Rutberg 1983; Green et al. 1989), and the occurrence or non-occurrence of the daughter's first breeding (Reinhardt & Reinhardt 1981).

In ungulates, expanded kin relationships are likely to involve both benefits (Green et al. 1989) and costs (Clutton-Brock et al. 1982a). For females, if the costs of association exceed the benefits, then associations



would be expected to break down (Higashi & Yamamura 1993). This should be the case especially when females are likely to reproduce as *yearlings*, since the increase in resource competition within the natal group could represent an important cost of association and lead to possible segregation between the *yearling* female(s) and their mother (Reinhardt & Reinhardt 1981). Another circumstance increasing the possible cost of association is when, instead of having only one female (monotocous species), mothers give birth to several females (polytocous species). Nevertheless, because ungulates generally have 1 or 2 offspring (Carranza 1996), no study has been done on mother-daughter association in species with several daughters in large litters. In polytocous species, where mothers may have several daughters and females are sexually mature as soon as their first year, the costs of association could be important and we suggest that mother-daughter postweaning associations should be rare unless there are substantial benefits to maintaining associations with relatives.

Over a 12-year period we studied a forest population of the wild boar (*Sus scrofa* L., 1758), a polygynous ungulate species. Many characteristics make this ungulate a good species for testing our hypothesis concerning mother-daughter association. The females are facultative cooperative breeders, and it has been suggested that wild boar social organization is centred around adult female groups and their offspring (Mauget 1980). But genealogical relationships in female groups remain speculative, or are based only on a few tagged animals (Gabor et al. 1999). Although several studies (Mauget 1980; Cargnelutti et al. 1992) showed that young males disperse during the postweaning period, the social behaviour of young females, and therefore possible postweaning association with their mother, has never been studied. Compared with other ungulates of similar body size (Carranza 1996), the wild boar has the highest reproductive capacity (~3-6 piglets per litter per year). Hence, variations in the number of daughters and in postweaning maternal care should have a considerable impact on mother-daughter associations. Finally, because daughters as young as 12 months of age can give birth to litters (Mauget 1980), precocious first breeding attempts may affect the duration of association with their mother.

Our aim was to describe mother-daughter associations in relation to whether or not *yearling* females reproduced. We considered several social factors: group size, maternal age, mothers' and daughters' reproductive status, and some re-productive parameters (litter size, parturition date) in relation to these associations. The non-persistence of association between the mother and her daughters during the post-weaning period would suggest that the social structure is not matrilineal. On the contrary, the occurrence of stable mother-daughter postweaning associations will indicate a matrilineal social system. Moreover, we can predict that when natal groups have few daughters, the general costs for adults females of remaining together should be lowered, and the association should be stronger than in groups with multiple daughters.

Methods

We studied wild boars in the forest of Chateauvillain-Arc-en-Barrois (48°02'N, 4°55'E) in the eastern part of France. The wild boar population inhabited an 11.000-ha forest ranging from 240 to 405 m in altitude. The climate is continental, with severe winters. Vegetation was essentially composed of thickets (European hornbeam, *Carpinus betulus* L.) and open forest (common oak, *Quercus pedunculata* Erh., and European beech, *Fagus sylvatica* L.). Population density was 10-15 boars/100 ha (Gaillard et al. 1992a), which is an intermediate level compared with that found in other studies (Baber and Coblentz 1986; Gabor et al. 1999). Hunting occurred each year between November and early February.

Sampling

The wild boar population was monitored between 1990 and 2002, with 1857 individuals marked. From February to early September wild boars were captured in corral traps baited with maize (Vassant & Brandt 1995). Traps allowed for the simultaneous capture of several animals. Captured animals were handled by several people for only a few minutes in the early morning, and no sedatives were used. They were blindfolded and their snouts muzzled with rope. They were then weighed and tagged with Allflex plastic ear tags (for distant identification), and 80 individuals were also fitted with radio collars (Jullien et al. 1990). Wild boars were weighed to the nearest 0.5 kg with a spring scale, with the radio collars representing approximately 1.4% (0.7%-3.0%) of total body mass. Tooth-eruption and -wear patterns at first capture were used to determine age (Matschke 1967). We categorized females as piglets (from birth to the beginning of their second spring, when they were about 12 months old), as *yearlings* (from 13 to 24 months), or as adults (after 24 months) (Tsarev 1991). All methods and protocols used in this research were approved by the French Agricultural and Forest Administration.

Using telemetry, we located each radio-collared individual an average of 3 times per week. Locations were calculated by triangulation using bearings obtained from three different reference points. The accuracy of these fixes was calculated in the field by placing test transmitters in known locations and taking fixes on these (Harris et al. 1990). The "error box" was no more than 50 m × 50 m (0.25 ha) when located under 0.5



km, which was the typical distance at which we collected data, and it was about 1 ha in other conditions. We collected telemetry data in the daytime, during the wild boars' sleep period (Mauget 1980). We considered that intervals of 2 days between samples were sufficient to avoid biological autocorrelation between consecutive locations (Maillard 1996).

We defined two grouping types: family and social groups. "Family groups" are groups of related individuals that were studied for between 2 and 5 consecutive years. From year to year, the composition of the different family groups varied, with some animals remaining in the groups for several years. "Social group", or annual group, denotes the structure of a given family group during a specific year. To characterize mother-daughter associations, and to determine the influence of *yearling* breeding, we also used an ad libitum sampling method (Altmann 1974) to record field data (an average of 3 times per month) and for each *yearling* female we noted the following parameters and ratios: *group size*: we assessed this by counting the adult and *yearling* females before the first parturition of the year, generally at the end of February; *maternal age*: we defined two age classes -*yearling* and adult mothers. More precise data with the exact age were known for 28 of the 42 mothers; *maternal reproductive status*: we included three aspects of reproductive status known to be related to the stability of postweaning mother-daughter associations in ungulates (Clutton-Brock et al. 1982a; Green et al. 1989; Festa-Bianchet 1991) in our study: (i) date of parturition (± 1 week), $Y_{n=0}$; (ii) reproductive participation by the adult mother the following year, $Y_{n=1}$, and (iii) date of parturition in $Y_{n=1}$; *yearling social status*: we categorized *yearling* female behaviour as "segregating" when the female was never or rarely ($< 10\%$ of the total number of observations) observed with her natal group, and as "remaining" when *yearling* females were observed within their natal group; *yearling reproductive status*: we recorded four aspects of *yearling* reproductive status in $Y_{n=1}$ (from direct observation and (or) examination during capture of *yearling* females): (i) reproductive participation, and if so, (ii) litter size, (iii) date of parturition (± 1 week), and (iv) time interval between litter production by *yearling* females and by their mother; social affinity (S): to characterize the social association between *yearling* and adult females in the same social group (Ginsberg and Young 1992), we considered *yearling*-adult dyads located by telemetry at least 3 times per month. S was calculated using the following formula (Lazo 1994):

$$S = N_{A,B} / \min(N_A, N_B)$$

where $N_{A,B}$ is the number of combined telemetry locations of adult (A) and *yearling* (B) females in the same group at the same time, N_A is the number of telemetry locations of individual A, and N_B is the number of locations of individual B. Index values ranged between 0 (no location of both dyad members during the month) and 1 (when the 2 females were always located in the same group during the month).

Statistical analysis

Data were tested for normality by using Kolmogorov-Smirnov tests. ANCOVA was used to analyze dependent variables (parturition date, litter size), factors (*yearling* status (segregating or remaining), *yearling* reproductive participation), and predictor (year (1-12)). We used Student's t test to compare data on parturition intervals according to *yearling* status. The Kruskal-Wallis test was applied to compare S values across all months, and Wilcoxon's matched-pairs tests were used to compare the evolution of the dyad's S values between two months. For large numbers of multiple-comparison tests, we used the sequential Bonferroni method to adjust significance levels. For each statistical result, we displayed two significance levels, one for the test criterion $P \leq 0.05$ and one for $P_i \leq \alpha / (1 + k - i)$ (for k tests). Adjusted statistics that were significant are reported as "Bonferroni significant" and those that were not significant are reported as "Bonferroni nonsignificant". Two-way frequency tables were analyzed by Fisher's exact tests. Relationships between variables on group size were explored using Pearson's correlation (r) or Spearman's correlation coefficients (r_s). All tests were performed two-tailed, with 0.05 chosen as the threshold α level for significance, and means are reported with standard deviations or 95% confidence intervals. Statistical analyses were performed using Statistica ® version 6.1 (StatSoft Inc. 1984-2003), and for non-parametric tests by using StatXact ® version 3.1 (Cytel Software 1989-1997).

Results

Association of adult females and their daughters

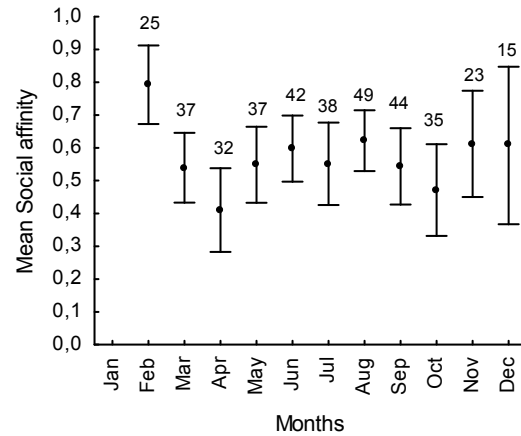
From 1990 to 2002, 14 family groups were studied, representing 39 social groups with 85 *yearling* females. Among these females, 67 remained in their natal group (79%) and 18 left it (21%). Among the 39 social groups, 30 groups (77%) were made up of *yearling* and adult females and 9 others solely of *yearling* females (23%). Within the same social group, *yearlings* all behaved in the same way: either all were segregating or all were remaining in the natal group (except in one case). The number of segregating *yearlings* was not correlated with the number of adult females ($r_s = -0.23$, $n = 36$, $p = 0.19$) or with the number of *yearlings* ($r_s = 0.17$, $n = 36$, $p = 0.33$), but the number of segregating *yearlings* was positively correlated with the number of female *yearlings* per adult female ($r_s = 0.38$, $n = 36$, $p = 0.02$). The exact



dispersal date was available for 9 of 18 *yearling* females: 5 dispersed when their mother gave birth and 4 dispersed a few days before their own parturition.

For *yearlings* still in their natal group, we examined S values between adult females and daughters. Seventy-six dyads were studied during an average period of 153 days (range 60-330 days). There was a significant negative correlation between the number of *yearlings* in each group and the mean S value ($r = -0.29$, $p = 0.01$). Yet the mean S value was not correlated with the number of adult females ($r_s = 0.07$, $p = 0.55$). The mean S value for each month, calculated from all dyad values, is presented in Figure 26.

Figure 26. Mean monthly social affinity values ($\pm 95\%$ confidence interval) for mother-daughter dyads. The numbers above the lines indicate the number of dyads.



Overall, the postweaning association between adult females and their daughters is generally strong, with some fluctuations throughout the year ($H [10,381] = 22.5$, $p = 0.01$). In February, adult females and their daughters were generally in the same social group. In March, as adults' parturition approached, *yearling* females associated with them significantly less (February/March, $z = 2.5$, $n = 24$, $p = 0.01$, Bonferroni significant). This process became more pronounced in April as daughters remained in *yearling* groups left by their mothers, and S dropped to 0.41 ± 0.35 (March/April, $z = 2.19$, $n = 26$, $p = 0.03$, Bonferroni non-significant). After their mother's parturition, *yearlings* were more frequently recorded in their natal group (April/June, $z = 2.45$, $n = 24$, $p = 0.01$, Bonferroni significant). During the nursing period (May to August), the mean S value was almost constant (0.56-0.63). After weaning, *yearlings* associated less with adults in their natal group (August/September, $z = 2.855$, $n = 40$, $p = 0.004$, Bonferroni significant), but when the hunting period started (end of October), the mean S value rose again (October/November, $z = 2.12$, $n = 23$, $p = 0.03$, Bonferroni non-significant).

Tableau 24. Parturition dates according to the mothers' reproduction ($Y_{n=0}$ and $Y_{n=1}$) and *yearlings'* social status (remaining or segregating).

| Yearling' social status | Mothers | | Yearlings ($Y_{n=1}$) | Difference ($Y_{n=1}$) ^b |
|-------------------------|-------------------------|----------------------------|-------------------------|---------------------------------------|
| | $Y_{n=0}$ ^a | $Y_{n=1}$ | | |
| Remaining | 9 May \pm 8 d (46) * | 4 April \pm 10 d (64) ** | 7 June \pm 15 d (14) | 52 \pm 9 d (13) * |
| Segregating | 6 April \pm 18 d (10) | 10 March \pm 15 d (14) | 8 June \pm 12 d (12) | 92 \pm 11 d (9) |

Note: Values are given as the mean date \pm SD in days. Numbers in parentheses sample sizes (*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$).

^a $Y_{n=0}$ is the birth date of *yearling* females.

^b The difference represents the interval between *yearling's* and mother's parturitions (t test).

Breeding, sociality, and group size.

Overall, 32% of the *yearling* females (27/85) reproduced, and within their social groups (18/39) the percentage of reproducing *yearlings* ranged from 33% to 100% (mean 75%). *Yearling* females that remained in their natal group bred significantly less often than *yearlings* that left before reproducing (22% (15/67) for remaining *yearlings* and 67% (12/18) for segregating *yearlings*, $p = 0.001$). Among social groups, the same tendency was detected (*yearling* breeding events were observed in 37% of social groups (11/30) with remaining *yearlings*, and 78% (7/9) for groups with segregating *yearlings*, $p = 0.055$). Segregating *yearling* females built new groups with other *yearling* females (their sisters and (or) cousins) and we never observed them with nonrelated individuals. Among the 9 groups with segregating *yearlings*, 7 groups included 2-4 *yearlings*, of which at least 1 female re-produced. In the 2 other cases, single *yearling* females were observed leaving their social group alone or with their brothers, and they did not reproduce. Nevertheless, the number of parous *yearlings* was not correlated with the number of *yearling* females in the group ($r_s =$



0.26, $n = 36$, $p = 0.13$), but was negatively correlated with the number of adult females in the social group ($r_s = -0.37$, $n = 34$, $p = 0.03$). It was also positively correlated with the ratio of *yearlings* to adult females ($r_s = 0.51$, $n = 36$, $p = 0.003$). There was no difference in reproductive parameters (litter size, date of parturition) between remaining and segregating *yearlings* (Tableau 24). Litter size ranged from 3.3 ± 0.3 for remaining *yearlings* to 3.6 ± 0.3 for segregating *yearlings* ($F [1,21] = 0.001$, $p = 0.98$).

Maternal influence on *yearling* life-history patterns

During the first year ($Y_{n=0}$)

Yearling females that left their natal group were born to adult mothers (100%, or 11/11) significantly more often ($p = 0.025$) than *yearlings* that remained in their group (65%, or 34/52). *Yearlings* that bred were more likely to have been born to adult females than those that did not breed (breeding: 100%, $n = 12$; no breeding: 65%, $n = 51$, $p = 0.01$). Date of birth affected the probability of breeding ($F [1,53] = 8.44$, $p = 0.005$) and segregating ($F [1,53] = 6.01$, $p = 0.02$) (Tableau 24). Indeed, parous *yearlings* were born earlier in the season (early April) than those that did not breed (mid-May).

During the second year ($Y_{n=1}$)

Almost all mothers (27/28) gave birth during the second year ($Y_{n=1}$). The mother's date of parturition was linked to *yearlings'* social characteristics (Tableau 24): mothers of segregating *yearlings* gave birth 1 month earlier (March) than mothers of remaining *yearlings* ($F [1,75] = 7.94$, $p = 0.006$). Although there were no clear relationships for parous *yearlings* between date of parturition and *yearling* social status ($F [1,20] = 2.07$, $p = 0.16$), intervals between *yearling* females' parturition and that of their mothers were significantly longer ($t [20] = 2.79$, $p = 0.017$) for segregating *yearlings* than for remaining *yearlings* (Tableau 24).

Discussion

Matrilineal system

This study investigated mother-daughter postweaning associations in wild boars and the influence of some social and reproductive factors on those associations. A high percentage of *yearling* females remained in their natal group and thus our results validate previous findings of the existence of a matrilineal social system that includes several generations of females and their offspring (Mauget 1980; Tsarev 1991). Postweaning association between a mother and her daughters is generally strong, with some fluctuations throughout the year. The first drop in the strength of their association coincided with the final stage of the mother's pregnancy, parturition, and early lactation, a pattern often described in ungulates (Guinness et al. 1979; Green et al. 1989; Schwede et al. 1993). This particular period involves drastic changes in the social behaviour of wild boar mothers (Gundlach 1968) as well as social isolation from conspecifics (other adult females and previous litters). This period was characterized by social instability, influenced by the duration of social isolation of breeding females and the synchrony (or lack thereof) of parturition among adults in social groups (G. Kaminski, E. Baubet, S. Brandt, unpublished data). During lactation, the association between mother and daughter was stronger, and social groups were stable, as in other species of Suidae (Byers 1983; Somers et al. 1995).

A second decrease in mother-daughter association was observed after the weaning of new piglets (about September). One explanation for this drop may be that energetic costs of lactation involve high nutritional requirements (Clutton-Brock et al. 1982b). Females that were weakened by lactation (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, unpublished data) may isolate themselves to focus on feeding and gaining mass. Mauget (1982) showed that an increase in mass during this period was necessary for females to come into estrus. We suggest, then, that all related females form a stable social group after gaining mass and coming back into estrus. Finally, it should be noted that these two main decreases in mother-daughter association happened during the mother's reproductive phases. Moreover, as predicted, postweaning associations were stronger in natal group with few daughters than in groups with multiple daughters. The results support the view that mother-daughter interactions during these two short stages, and in cases of mothers with several daughters, did not yield enough benefit to maintain their association.

Why do mother and daughters remain together?

Although the wild boar social system is matrilineal, 20% of *yearling* females do not associate with their mother. The persistence or disappearance of mother-daughter postweaning association can be analyzed in terms of costs and benefits. All female members of a family group may take advantage of long-term association, but if the costs of association exceed the benefits, then a break in association should be expected. Extended mother-daughter association should be considered a form of maternal care (Clutton-Brock 1991; L'Heureux et al. 1995), and for these females, postweaning association could also provide benefits.



Yearling females can "help" in rearing offspring by increasing piglet thermoregulation (newborns are poikilothermic (Mauget 1980)), by "baby-sitting" piglets (Delcroix 1989), and by defending common resources (Mauget 1980). Advantages of association with their daughters may be greater for primiparous mothers than for multiparous ones. Indeed, our results show that, as in other ungulates (Clutton-Brock et al. 1982a; Green et al. 1989), all daughters of a young and primiparous mother were more likely to remain in their natal group. Two additional factors related to the mother's age may influence mother-daughter association. Firstly, because young mothers give birth later in the spring than older females, *yearlings* whose mothers were primiparous probably received less food early in their life (before winter) than *yearlings* whose mothers were older. For *yearlings* whose mothers were younger, an early relative nutritional deficiency could be balanced by staying close to their mother (Green et al. 1989) after weaning. Secondly, young mothers may compensate for their lack of experience and low social rank compared with adult mothers by associating with their daughters. Thus, daughter recruitment may lead to the formation and persistence of new matrilineal groups, as other in mammals (Armitage 1998; Nunn & Pereira 2000).

Many studies, for example in red deer (Guinness et al. 1979), bison (Green et al. 1989), and sheep (Rowell 1991), show that nonlactating mothers associate with *yearling* females more frequently than lactating mothers. Among wild boars, almost all adults reproduced. However, those rare nonlactating mothers (non-reproducing or having lost their litter) exhibited a very strong association with their *yearlings*. Daughters' long-term relationships with their mother should be beneficial in various ways. Indeed, *yearlings* could (i) learn the family home range (G. Kaminski and S. Brandt, unpublished data), especially with regard to resources, sites, and refuge areas, (ii) be better protected against intraspecific competition and have easy access to feeding sites (Mauget et al. 1984; Maillard 1996), and (iii) gain "indirect" benefits by helping a close relative (mother or aunt) to rear their young, thus increasing their inclusive fitness (Hamilton 1964).

Despite the advantages of a matrilineal system, some *yearlings* leave their natal group. Dispersal is commonly known to be associated with costs, particularly in species that live in matrilineal groups, because group members behave nepotistically towards relatives and are intolerant of unrelated animals (Clutton-Brock & Albon 1985). Also, for these species, females that leave their natal group may not be allowed to form resident groups and may be unlikely to find unoccupied habitat (Hoogland 1995). In the present research, it is interesting to note that within the same social group, female *yearlings* behaved in the same way: either all segregating or all remaining in the natal group. For a female wild boar, dispersal with all related female *yearlings* could be a strategy to reduce the costs of dispersal, as in other mammals (Sugiyama & Ohsawa 1982; Hoogland 1995). Our data suggest that the decision to stay or leave the natal group may be influenced by the age structure of this group. Indeed, the daughter-to-mother ratio appears to affect this decision, rather than the number of adult or *yearling* females *per se*. When adult females were more numerous than *yearlings*, the probability of dispersal was low, and it rose as this ratio increased. However, the daughter-to-mother ratio is not the only factor that could lead to a natal group split. Of others factors, those linked to breeding characteristics seem particularly important. Our results firmly established that to reproduce as a *yearling*, female need to be daughters of adult mothers, and must have been born in early spring. Mauget (1980) showed that to reach sexual maturity, *yearling* females must be at least 10-12 months of age and weigh 30-35 kg. Moreover, these thresholds must be reached before the anestrus period (June to September); otherwise sexual maturity will be postponed to the next year (Mauget 1982). Thus, females born earlier in spring have a longer period in which to (i) reach sexual maturity and (ii) grow physically, and thus they have a higher likelihood of breeding than other females. Although our study provides data explaining why some *yearling* females reproduce and others do not, we were unable to clarify why, within a given social group, some sisters reproduce and others do not. We suggest that developmental differences linked to the proximal environment, or to social competition among sisters, can influence reproduction in *yearling* females.

Our study indicates that when the delay between parturition of *yearling* females and that of adult females was shortest (6-8 weeks; Tableau 24), daughters remained in their social group. Conversely, for *yearling* breeding females leaving their natal group, the delays between their parturition dates and their mother's were longer (around 12 weeks; Tableau 24). Since *yearling* females gave birth at the beginning of June in both cases (remaining or segregating) independently of their mother's parturition date, it is obvious that several factors may influence whether they stay or disperse. When we consider the cases with exact dispersal dates, we may conclude that both mother's and *yearling's* parturition dates and all the related physiological and behavioural events are important proximal factors in dispersal.

Previous studies of ungulate species that produce a single *yearling* per year have demonstrated that the persistence of mother-daughter association after weaning could fluctuate according to ecological and social constraints (Guinness et al. 1979; Green et al. 1989; Lawrence 1990; L'Heureux et al. 1995). These factors can also affect associations when mothers have several daughters and, in particular, the reproductive participation of adults and *yearlings*. This long-term study describes, for the first time, the social organization of wild boars in a forested area, highlighting the strong role of kinship in females. Social organization is



matrilineal or familial (sensu **Emlen 1997**) because of the marked and stable association between mother and daughter(s) after weaning. Further studies of social aspects in several populations with different densities and in different habitats are needed to understand factors modifying the stability of matrilineal groups.

Acknowledgements

This study was supported financially and logistically by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). G. Kaminski was supported by a doctoral fellowship from ONCFS. We thank Jean-Michel Jullien, Jacques Vassant, the Fédération des chasseurs Haute-Marne, and all the students and volunteers for their help in the field. Benjamin de Vulpillieres helpfully polished the English. Special thanks are extended to Jean Ferron, Stephano Focardi, Francois Klein, Robert Mauget, Chantal Poteaux, and two anonymous reviewers for their comments on a previous draft of the manuscript.



IV. Paramètres reproducteurs

L'approche éco-éthologique et la théorie des stratégies bio-démographiques cherchent, toutes deux, à expliquer les stratégies de reproduction des individus soumis à différentes conditions (Roff 1992, Stearns 1992, Krebs & Davies 1998). Alors que la première approche se consacre à la compréhension des facteurs (proximaux et ultimes) qui gouvernent les comportements reproducteurs (e.g. Clutton-Brock 1991), la seconde repose sur le postulat qu'un individu dispose de ressources limitées et que toute allocation à une fonction se fera aux dépens d'autres fonctions (Williams 1966). Ainsi, chaque organisme doit faire face, au cours de sa vie, à des compromis, nommés généralement *trade-offs*, entre quatre fonctions principales (maintien, croissance, reproduction et survie) (Reznick 1985, Van Noordwijk & De Jong 1986).

Au cours de l'ontogenèse, la priorité dans l'allocation aux fonctions évolue, ce qui conduit à la disparition ou à l'apparition de *trade-offs*. Pour chaque compromis, l'organisme adopte une stratégie visant à optimiser son *inclusive fitness*. Chez les mammifères itéropares, c'est-à-dire pour les animaux qui se reproduisent plusieurs fois, l'effort de reproduction à un certain moment peut affecter en contrepartie la survie et les ressources disponibles nécessaires aux épisodes reproductifs futurs (*Residual Reproductive Value*, RRV) (Daan & Tinbergen 1997, Reznick et al. 2000). Ainsi, les compromis les plus souvent examinés sont en relation avec la *fitness directe* des individus et concernent : la taille de portée, le poids des jeunes, le nombre de jeunes produits au cours d'une vie, l'âge de la première/dernière reproduction (e.g. Clutton-Brock 1988, Festa-Bianchet & King 1991, Berubée et al. 1999). Cependant, bien que l'intervalle entre deux reproductions soit un des facteurs essentiels du succès reproducteur au cours de la vie d'un individu (*Lifetime Reproductive Success*, LRS), peu de recherches concernant ce compromis ont été faites sur les ongulés (Clutton-Brock et al. 1982b, Dunbar et al. 1990), contrairement à d'autres mammifères (Mann et al. 1999, Hill et al. 2000). Ce constat est à mettre en relation avec certaines caractéristiques des ongulés :

- (i) forte probabilité de reproduction annuelle,
- (ii) période de parturition limitée dans la saison et,
- (iii) une période de parturition régulière d'une année à l'autre.

Toutefois, il est possible que ce patron général, qui entraîne un Intervalle entre Deux Parturitions, que l'on abrège généralement par IDP, constant entre les années, ne fonctionne pas chez toutes les espèces d'ongulés.

Chez les animaux vivant en groupe, les paramètres de reproduction peuvent fluctuer en fonction des facteurs écologiques (très large documentation, e.g. étude inter-populationnelle Armitage & Schwartz 2000), mais ils peuvent également être dépendant des facteurs sociaux (Mann et al. 1999, Armitage & Schwartz 2000, Hill et al. 2000). Ces deux facteurs affectent inégalement les femelles d'une même population en fonction, principalement, des caractéristiques physiologiques et phénotypiques de ces dernières (Sand 1996, Gaillard et al. 2000a, Côté & Festa-Bianchet 2001b). Chez les mammifères, la fécondité des femelles dépend de leur condition physique avant ou lors de la

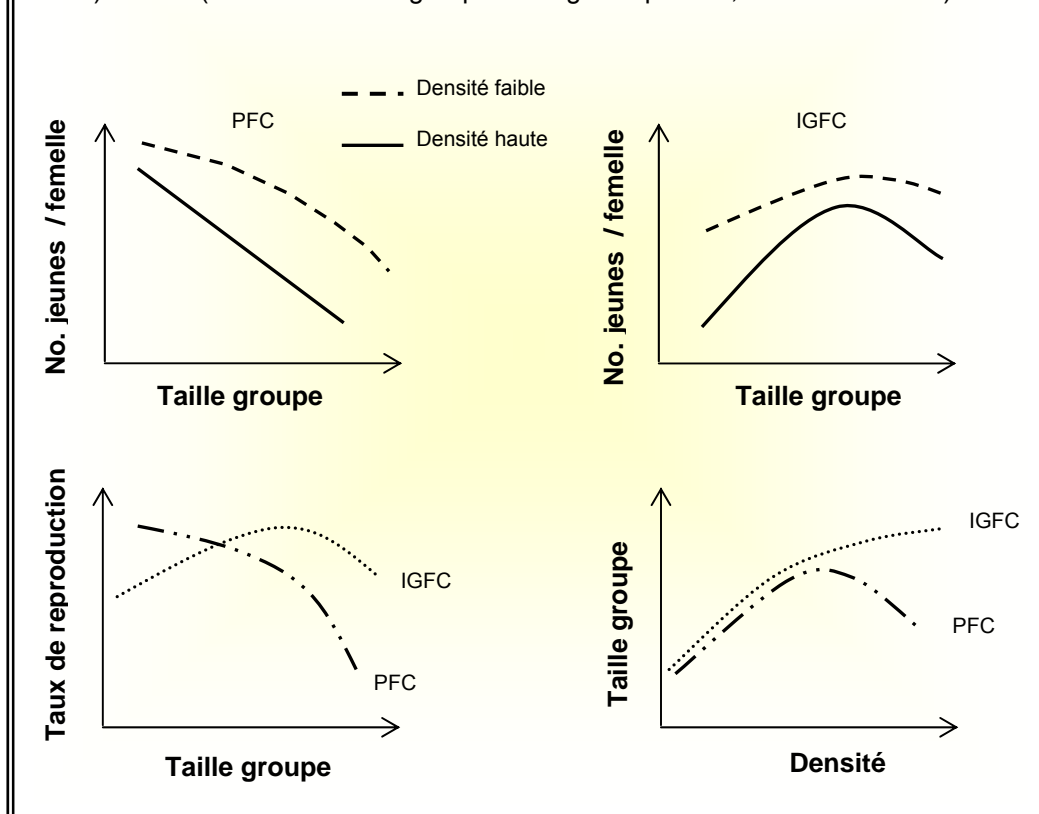
période d'ovulation (Sadleir 1969, Clutton-Brock 1988, Gaillard et al. 1992b, Jönsson 1997, Réale 1997).

- les disponibilités alimentaires en modifiant les conditions physiques des individus affectent directement la fécondité (Jorgenson et al. 1993). De plus, l'agrégation des ressources en *patch* ou une répartition non agrégée peut, en modifiant les interactions entre les femelles intra- et/ou inter-groupes, altérer également la fécondité (Conradt et al. 1999).

- les facteurs spéci-spécifiques peuvent affecter les stratégies de reproduction à deux niveaux : d'une part, ils peuvent amener à un changement de densité de la population, dont l'une des conséquences est la modification de la compétition inter-groupes (Clutton-Brock et al. 1996, Gaillard et al. 2000b) ; d'autre part, en réponse à un changement de compétition inter-groupes, une évolution de la taille du groupe peut, à son tour, affecter la compétition intra-groupe.

De manière globale, une augmentation de la compétition inter- ou intra-groupes diminue le succès reproducteur des membres en conflit (van Schaik 1983, Clutton-Brock & Albon 1985, Hoogland 1995). La taille du groupe peut affecter, de façon multiple, le succès reproducteur (Cadre 5) ; elle peut modifier principalement la participation à la reproduction (Clutton-Brock 1988), la taille de portée (Hoogland 1981), le rapport entre le nombre de jeunes et le nombre de femelles (Clutton-Brock et al. 1982), l'IDP (Clutton-Brock et al. 1982a, Dunbar et al. 1990, Hill et al. 2000), la survie des jeunes (Hoogland 1981) et la sexe-ratio des jeunes (Silk 1983, Nunn & Pereira 2000).

Cadre 5 : Relation entre certains paramètres reproducteurs, la taille de groupe et la densité de population chez les primates en fonction des deux hypothèses essentielles : IGFC (Inter-Group Feeding Competition, Wrangham 1980) et PFC (Predation - Intra-group Feeding Competition, van Schaik 1983).





L'objectif de cette partie est d'examiner l'influence des paramètres démographiques du groupe familial et des disponibilités alimentaires sur la *fitness directe* des femelles. De façon plus précise l'analyse a testé l'impact de ces deux facteurs sur la stratégie de reproduction des laies en prenant en compte trois éléments clés : la participation à la reproduction, la taille de portée et l'intervalle entre deux parturitions.

Dans la population forestière d'Arc-en-Barrois, deux études basées sur l'analyse du tableau de chasse (Gaillard et al. 1993a, Servanty 2003), montrent que la probabilité qu'une femelle *yearling* s'investisse dans un épisode reproductif dépend de sa masse corporelle (Chapitre 3.2). Ces auteurs indiquent qu'à partir d'un poids de 35kg vidé, la proportion de femelles qui se reproduisent varie entre 80 et 100% et que pratiquement 100% des femelles adultes se reproduisent. Comme le souligne Servanty (2003), l'estimation est faite sur une proportion d'individus atteignant un poids seuil, sans prendre en compte l'ensemble des individus du même âge. Toutefois, au Chapitre 2.3 (Kaminski et al. 2005) l'analyse a montré que seulement un tiers des femelles *yearlings* se lance dans un épisode reproductif et au Chapitre 3.3, en prenant en compte une autre méthode d'estimation, la même proportion a été trouvée.

Plusieurs hypothèses complémentaires peuvent expliquer cette apparente ambiguïté :

- (i) seulement un tiers des femelles *yearlings* atteint un poids seuil pour se reproduire,
- (ii) d'autres facteurs interviennent dans la prise de décisions de se lancer dans un épisode reproductif (e.g. facteurs sociaux).

La première hypothèse a été testée au Chapitre 3, et la deuxième dans cette partie.

Dans un groupe, certaines femelles matures sexuellement peuvent ne pas participer à la reproduction, entraînant alors un biais reproductif (Clutton-Brock 1998). L'absence de reproduction pour une femelle résulte généralement d'un état physiologique affaibli (faible condition phénotypique, maladie, stress...). Celui-ci est la conséquence de pressions sociales (forte compétition intra/intergroupe, dominance sociale...), environnementales (faibles disponibilités alimentaires...) et de facteurs individuels (fort IP...). D'une manière générale, à l'intérieur des groupes de sangliers, un biais reproductif ne devrait être observé que pour les groupes d'âge mixte (**prédiction 1**). Si cette prédiction n'est pas vérifiée, cela signifie que certaines laies adultes ne se reproduisent pas.

Il est peu probable que les paramètres démographiques du groupe familial, mis en évidence au Chapitre 1.2, influencent la probabilité qu'une femelle a de se reproduire, hormis les femelles *yearlings*. En effet, les femelles de cette classe d'âge, souvent dominées socialement (Chapitre 1.3), peuvent être perturbées, au niveau de leur premier épisode reproductif, autant par le nombre de sœurs/cousines que par leur mère ou leurs tantes (**prédiction 2a**). Si une compétition intra-groupe entre les femelles existe, il est alors probable que les paramètres démographiques influencent négativement la taille de portée et ce quel que soit l'âge des femelles (**prédiction 2b**).

Les disponibilités alimentaires à l'année (n-1), bien qu'elles influencent la date d'entrée en reproduction (Servanty 2003), ne devraient influencer ni la participation à la reproduction, ni la taille des portées (**prédiction 2c**), excepté pour les femelles *yearlings*. En effet, puisqu'un poids seuil est nécessaire à une femelle *yearling* pour se reproduire (Mauget 1980, Gaillard et al. 1993b), il est



probable que les disponibilités alimentaires présentes au printemps de leur naissance (année n-1) influencent leur poids au moment de la saison d'appariement et donc affectent leur participation à un épisode reproductif (**prédiction 2d**) à l'année (n). De plus, pour ces femelles, la participation à la reproduction étant, sans doute, un investissement coûteux ([Chapitre 3.1 et 3.3](#)), il est possible qu'aucun supplément de dépenses maternelles (*sensu* [Evans 1990](#)) ne peut être fourni pour modifier la taille de portée.

Les disponibilités alimentaires à l'année (n) ne devraient pas affecter la participation à la reproduction (quel que soit l'âge) (**prédiction 2e**). En revanche, une fructification forestière devrait être corrélée positivement avec la taille des portées pour les femelles adultes (**prédiction 2f**).

A l'instar des résultats trouvés chez les primates, le nombre de jeunes par femelle dans le groupe, que l'on peut abrégé par J/F, devrait évoluer comme le prédit l'une des deux hypothèses développée dans le [Cadre 5](#). Pour être précis :

- le nombre de femelles adultes présent dans le groupe devrait influencer négativement ce rapport J/F (**prédiction 3a**), tout comme le nombre de femelles *yearlings* (**prédiction 3b**) (hypothèse PFC). Toutefois, si les femelles *yearlings* sont considérées comme des *helpers*, le rapport J/F devrait augmenter avec le nombre de femelles *yearlings* (**prédiction 3c**) (hypothèse IGFC).

- les disponibilités alimentaires à l'année (n-1) ne devraient pas affecter ce rapport dans les groupes composés exclusivement d'adultes reproducteurs (**prédiction 3d**). Au contraire, dans les groupes où les femelles *yearlings* se reproduisent, J/F devrait être corrélé négativement avec la fructification forestière à l'année (n-1) (**prédiction 3e**). Enfin les disponibilités alimentaires à l'année (n) devraient accroître le rapport J/F (**prédiction 3f**).

L'entrée en reproduction d'une femelle est conditionnée par les disponibilités alimentaires présentes au moment de la saison d'appariement ([Mauget 1980](#), [Aumaitre et al. 1982](#), [Servanty 2003](#)). Une importante fructification forestière avance la période de reproduction contrairement à son absence. Aussi, à l'opposé de la plupart des ongulés, la période de parturition change d'une année à l'autre ([Chapitre 3.1](#)), ce qui se traduit, dans la forêt d'Arc-en-Barrois, par un pic des naissances pouvant débuter fin janvier une année et fin avril une autre. [Servanty \(2003\)](#) montre que les disponibilités alimentaires l'année précédente (l'année n-1) conditionnent l'entrée en reproduction. Bien que ces études renseignent sur la reprise du cycle ovarien, elles se basent sur des individus indépendants, ce qui limite leur interprétation par rapport au taux de reproduction.

Ainsi, le dernier objectif de cette partie est de rechercher les facteurs pouvant conditionner l'intervalle entre deux reproductions (IDP)¹ et ce pour les mêmes femelles. Chez le cerf (*Cervus elaphus*), [Clutton-Brock et al. \(1982\)](#), trouvent que les femelles vivant dans les groupes de grande taille se reproduisent plus tard que les femelles de groupes à effectif réduit, ce qui corrobore l'hypothèse PFC établie par [van Schaik \(1983\)](#). Ainsi, en se basant sur la compétition intra-groupe, IDP devrait être faible pour les groupes constitués de peu de femelles et élevé pour les groupes à effectifs plus importants (**prédiction 4a**). Comme indiquée par [Servanty \(2003\)](#), une forte productivité alimentaire à

¹ IDP et le taux de reproduction mesurent la même chose, mais en sens inverse. Aussi les prédictions faites dans le [Cadre 5](#) sur le taux de croissance doivent être inversées (voir pour des détails [Hill et al. 2000](#)).



l'année (n-1) devrait accroître IDP et à l'inverse une absence de fructification devrait le diminuer (**prédiction 4b**). Pour les disponibilités alimentaires à l'année (n), les prédictions s'inversent (**prédiction 4c**). Enfin deux autres paramètres, liés aux traits d'histoires de vie des femelles sont testés :

- (i) l'effet de la parité ; cela revient à tester l'effet d'une première reproduction. IDP devrait être plus élevé pour les femelles effectuant leurs deux premières reproductions -une première reproduction est généralement plus coûteuse que les autres, Festa-Bianchet *et al.* 1998- et plus faible pour les femelles ayant eu plusieurs épisodes reproductifs, c'est-à-dire pour les femelles multipares (**prédiction 4d**).

- (ii) l'effet de l'IP ; l'investissement parental produit au cours d'un épisode reproductif pouvant diminuer les ressources disponibles pour les reproductions futures (RRV), un fort investissement une année devrait accroître l>IDP (**prédiction 4e**).

Tableau 25 : Prédictions testées concernant les facteurs pouvant influencer la *fitness* directe des laies.

| Prédictions | | |
|-----------------------------|----|--|
| Biais reproducteur | 1 | présent dans les groupes mixtes |
| P (repro.) Taille portée | 2a | Taille du groupe influence seulement la P(repro.) des femelles <i>yearlings</i> |
| | 2b | Taille du groupe influence la taille de portée |
| | 2c | Alim. (n-1) n'a pas d'influence sur la P(repro.) des adultes, ni sur taille de portée |
| | 2d | Alim. (n-1) influence la P(repro.) des femelles <i>yearlings</i> |
| | 2e | Alim. (n) n'a pas d'influence sur la P(repro.) |
| | 2f | Alim. (n) influence la taille de portée des adultes, mais pas celle des <i>yearlings</i> |
| No. Jeunes par femelles | 3a | est corrélé négativement aux No. adultes |
| | 3b | est corrélé négativement aux No. <i>Yearlings</i> |
| | 3c | est influencé par l'Interaction No. adultes x No. <i>yearlings</i> |
| | 3d | dans un groupe maternel adulte n'est pas influencé par Alim. (n-1) |
| | 3e | dans un groupe matrilinéaire est influencé par Alim. (n-1) |
| | 3f | est influencé par Alim. (n) |
| IDP | 4a | est corrélé linéairement et positivement avec taille de groupe |
| | 4b | augmente avec les productions forestières à l'année (n-1) |
| | 4c | diminue avec les productions forestières à l'année (n) |
| | 4d | est influencé par la parité des femelles |
| | 4e | est influencé par l'IP à l'année (n-1) |

IV. 1 METHODES

Stratégies de reproduction des laies. Les facteurs susceptibles d'influencer les paramètres liés à la reproduction des femelles dans les groupes ont été analysés.

En relation avec l'âge des femelles¹, deux paramètres liés à la reproduction sont étudiés : la probabilité que celles-ci se reproduisent et, pour ces dernières, la taille des portées. En fonction de l'âge, la probabilité qu'une femelle a de se reproduire est analysée par une régression logistique simple (lien logit) et la taille de portée est étudiée par une régression non linéaire. Pour chaque classe d'âge étudiée une analyse détaillée est ensuite effectuée. Dans cette partie, et contrairement à la majorité du manuscrit, la distinction ne sera

¹ Il est très probable que le poids des femelles soit également un facteur déterminant de la taille de portée, car l'âge d'un individu et son poids sont fortement corrélés chez les ongulés. Savoir quel facteur affecte plus que l'autre est souvent difficile à montrer (Côté & Festa-Bianchet 2001b). Ici, contrairement à l'âge, le poids des femelles est rarement connu.



pas simplement faite entre femelles *yearling* et adulte, mais en utilisant trois modalités en âge : femelle de 1 an (*yearling*), femelle de 2 ans et femelle de 3 ans.

Pour analyser la **probabilité qu'une femelle a de se reproduire**, des régressions logistiques multiples sont réalisées. Le modèle global (modèle 1) est constitué :

- de quatre effets simples : le nombre de femelles *yearlings* (covariables), le nombre de femelles adultes (covariables), les ressources alimentaires à l'année (n) (3 modalités) et les ressources alimentaires à l'année (n-1) (3 modalités) ;
- de 3 interactions¹ doubles : No. adulte et Alim (n), No. *yearling* et Alim. (n) et No. *yearling* et No. adulte ;
- d'une interaction triple, le No. adulte, No. *yearling* et Alim (n).

La méthode d'estimation retenue correspond à la statistique du Khi-deux du rapport de vraisemblance et le modèle final est sélectionné à partir d'une procédure pas à pas descendante. La proportion de variance expliquée par le modèle retenu est calculée à partir du rapport de la déviance du modèle nul moins la déviance du modèle retenu sur la déviance du modèle nul.

Pour analyser la **taille de portée par classe d'âge**, des modèles généraux de régressions sont réalisés. En changeant la variable dépendante (la taille de portée) le modèle 1 est analysé.

Néanmoins, l'interaction entre les deux variables continues n'est pas réalisable telle quelle. En effet, il existe une très forte colinéarité entre les variables continues et leurs interactions. Or la régression linéaire multiple est affectée par la corrélation entre les prédicteurs. Pour supprimer cette corrélation ou du moins la réduire fortement, il faut procéder à une centration² des variables continues (Aiken & West 1991). La corrélation entre les ressources alimentaires à l'année (n-1) et l'année (n) est forte à très forte en fonction de l'échantillonnage (-0,81 à -0,41), obligeant à faire une double analyse, l'une avec uniquement les ressources alimentaires à l'année (n-1), l'autre avec les ressources alimentaires à l'année (n).

La sélection du modèle final est exécutée à partir d'une procédure pas à pas descendante. Pour déterminer les différences significatives entre les modalités des effets sélectionnés, des tests de comparaison multiples (Test de Scheffé) sont appliqués (Sokal & Roff 1995).

Biais de reproduction dans les groupes. Différents indices existent pour calculer le biais de reproduction (S) dans un groupe (Johnstone 2000).

Celui développé par Pamilo & Crozier (1996) semble être le plus adapté ici, car cet indice prend notamment en compte la taille du groupe (Jamieson 1997). Le biais de reproduction est alors quantifié par l'équation :

$$S = (N_T - Q_E) / (N_T - 1)$$

Où - N_T correspond au nombre total de femelles potentiellement reproductrices

- Q_E correspond au nombre de femelles qui se reproduisent.

S varie de 1, une femelle monopolise la reproduction dans le groupe, à 0 toutes les femelles se reproduisent. L'effet de l'organisation sociale (matrilinéaire vs maternelle) sur S est analysé à partir d'un test de permutation et l'effet des paramètres démographiques du groupe sur S par des régressions de Spearman.

¹ Les interactions entre deux facteurs sont intégrées dans le modèle global lorsque toutes les combinaisons entre les différentes modalités existent ; aussi il n'est pas possible de tester l'interaction entre les ressources alimentaires à l'année n-1 et à l'année n.

² Si m est la moyenne de la variable X, la centration implique : variable X centrée = variable X - m .



L'étude du biais de reproduction n'est possible que pour les groupes où la participation, ou l'absence de participation, de toutes les femelles est exactement connue.

Pour ces mêmes groupes, si le nombre exact de jeunes est connu, il est alors possible de calculer le rapport J/F. Les effets des facteurs susceptibles d'influencer ce rapport sont testés par des modèles généraux de régression. Le modèle global testé prend en compte les paramètres démographiques du groupe : nombre de femelles adultes (prédicteur continu), nombre de femelles *yearlings* (prédicteur continu), et l'alimentation à l'année Z (Z = année (n-1) ou année (n)) (3 modalités), les interactions double et triple entre ces paramètres (Alim. Z*Adult., Alim. Z*Yearl., Adult*Yearl., Alim. Z*Adult.*Yearl.). Le nombre de femelles qui se reproduisent par groupe étant fortement corrélé avec plusieurs facteurs, ce paramètre n'est analysé que si la corrélation avec les autres facteurs n'est pas significative.

La sélection du modèle final est exécutée à partir d'une procédure pas à pas descendante et des tests de comparaisons multiples (Test de Scheffé) sont appliqués pour déterminer les différences significatives entre les modalités des effets sélectionnés. L'influence de ces paramètres sur le rapport J/F a été étudiée en fonction d'une nouvelle variable, nommé biais groupe. Cette variable a été subdivisée en trois classes en fonction des individus qui se reproduisent :

- (i) une classe où seules les femelles adultes se reproduisent (nommée groupe biais adultes) ;
- (ii) une classe avec des individus d'âge mixte qui se reproduisent (nommé groupe sans biais) ;
- (iii) une classe "générale" (qui rassemble les deux autres classes, nommée groupe total).

Intervalle entre deux parturitions. Pour les femelles qui survivent et qui se reproduisent à l'année (n) et l'année (n+1), il est possible de calculer l'intervalle de temps séparant les deux mises-bas. La date de parturition peut être estimée¹ avec une erreur d'environ plus ou moins une semaine. Pour étudier l'Intervalle entre Deux Parturitions (IDP), différents paramètres sont examinés :

- (i) la parité des femelles, paramètre composé de deux modalités : femelle primipare (*i.e.* que pour une femelle, l'épisode reproductif de l'année (n) correspond à sa première reproduction) et femelle multipare (*i.e.* femelle s'étant déjà reproduite au moins une fois),
- (ii) les paramètres démographiques du groupe à l'année (n) (prédicteurs continus) composés du nombre de femelles *yearlings* et adultes.

Chez les espèces sociales, les traits d'histoire de vie liés à la reproduction sont généralement corrélés de manière quadratique avec la taille du groupe (Clutton-Brock 1988, Hill et al. 2000). Aussi pour l'analyse, le nombre de femelles adultes est élevé au carré. L'influence du nombre de femelles adultes recrutées est également étudiée, mais il est analysé séparément en raison de sa forte corrélation avec certains paramètres (Chapitre 2.1),

- (iii) l'IP (*sensu* Evans 1990) a été estimé en prenant en compte les valeurs résiduelles (prédicteur continu) entre le nombre de jeunes à l'année (n+1) et le nombre de jeunes à l'année (n),
- (iv) les disponibilités alimentaires à l'année (n-1) et à l'année (n), avec pour chaque facteur trois modalités.

La relation entre IDP et l'ensemble de ces paramètres est testée par des modèles généraux de régression (GRM). Le modèle retenu est sélectionné à partir d'une procédure pas à pas descendante. Pour déterminer les différences significatives entre les modalités des effets sélectionnés, des tests de comparaisons multiples (Test de Scheffé) sont appliqués (Sokal & Roff 1995).

¹ La méthode d'estimation des dates de parturition est décrite dans le [matériels & méthodes](#).



IV. 2 Résultats

Stratégies de reproduction des laies. L'âge des femelles influence directement sa stratégie de reproduction. La probabilité qu'une femelle a de se reproduire, à un âge donné, augmente avec celui-ci (Figure 27a : $\chi^2 = 42,43$; $p < 0,001$). De plus, la taille des portées augmente avec l'âge des femelles (Figure 27b : $F_{2, 86} = 26,1$; $r^2 = 0,36$; $p < 0,001$). Ainsi plus le groupe comporte des femelles âgées et plus le nombre de jeunes présents sera important à l'année (n) et donc plus les chances de recrutement des femelles *yearlings* à l'année (n+1) seront élevées.

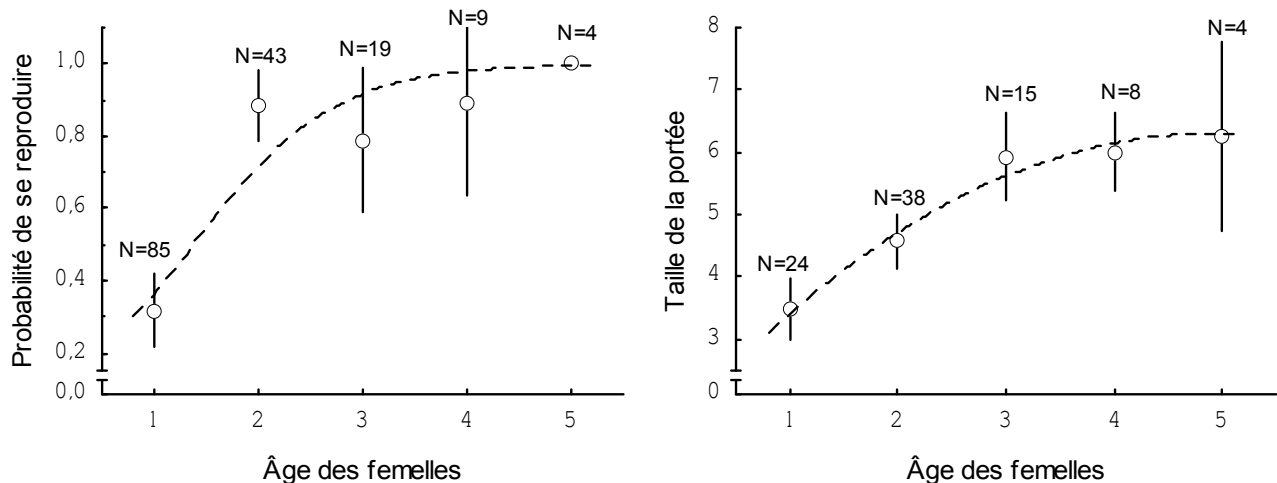


Figure 27 : Relation entre l'âge des femelles et les paramètres reproducteurs : (a) probabilité qu'une femelle se reproduise et (b) taille de la portée. *Relationship between female's age and reproductive parameters: (a) likelihood of breeding and (b) litter size.*

Les femelles de 1 an.

Le modèle final sélectionné, pour expliquer la probabilité qu'une femelle *yearling* a de se reproduire, ne prend en compte que l'alim. (n-1) ($\chi^2 = 11,01$; $p < 0,004$) et explique 10,5% de la proportion de variance. Ainsi ni le nombre de femelles *yearlings* ($\chi^2 = 1,47$; $p = 0,22$), ni le nombre de femelles adultes ($\chi^2 = 3,25$; $p = 0,072$), ni les ressources alimentaires à l'année (n) ($\chi^2 = 5,15$; $p = 0,076$), et ni les effets des interactions doubles n'influencent la probabilité que ces femelles ont de se reproduire à l'année (n). Une femelle née lors d'un printemps avec une faînée aura plus de chance de se reproduire (proba. (se reproduire) = 0,64 ; IC : 0,39-0,90 ; N=21) qu'une femelle née lors d'un printemps avec une glandée (proba. (se reproduire) = 0,19 ; IC : 0-0,37 ; N=21) ou sans fructification forestière (proba. (se reproduire) = 0,23 ; IC : 0,11-0,36 ; N=47).

L'investissement des femelles *yearlings*, par le nombre de jeunes qu'elles produisent dans leur première portée, n'est influencé ni par les facteurs sociaux sélectionnés pour l'analyse, ni par les ressources alimentaires aux années (n-1 et n) (Tableau 26).

Les femelles de 2 ans.

La probabilité, qu'une femelle adulte de 2 ans a de se reproduire, ne dépend d'aucuns facteurs sociaux sélectionnés pour l'analyse, ni des disponibilités alimentaires ($0,97 > p > 0,42$) aux années (n-1) et (n).



En revanche, l'investissement des femelles de 2 ans, dans la taille de portée, varie avec certains de ces facteurs ([Tableau 26](#)). Ainsi la taille de portée fluctue en fonction des disponibilités alimentaires à l'année ($n-1$) ($F_{2,26} = 3,59$; $p = 0,042$) et en fonction du nombre de femelles adultes dans le groupe. Une année antérieure caractérisée par une absence de fructification ou une glandée n'influence pas la taille de portée voire l'augmente légèrement, alors qu'une faimée la réduit significativement. Cependant les tests Post-hoc n'indiquent pas de différence significative entre les trois catégories alimentaires ($0,79 > p > 0,06$). La taille de portée engendrée par les femelles de 2 ans est négativement corrélée avec le nombre de femelles adultes dans le groupe.

Les femelles de 3 ans.

Pour les femelles de 3 ans et plus ($N=50$), 4 échecs dans la reproduction (8%) sont constatés, dont deux concernent la même femelle [l'individu 46 aux années 1999 et 2000 et les individus 33 pour l'année 2000 et 18 pour l'année 1997].

Pour les autres femelles qui se reproduisent, la taille de portée est influencée par les paramètres sociaux, mais non par les disponibilités alimentaires ([Tableau 26](#)).

Tableau 26 : Modèles Généraux de Régression comparant la taille de portée en fonction de l'âge des femelles (femelle 1 an, 2 ans et >3ans) et en relation avec les facteurs sociaux et les disponibilités alimentaires. *General Regression Models for explain litter size according to female's age (1-yr old, 2 yr old and 3 yr old), socials and ecological parameters.*

| Variable | Pente (b) | p | r partiel |
|--|-----------|-----------------|-----------|
| Taille portée = Alim.-1 (ou Alim. n) + Adul. + Yearl. + Alim. *Adul. + Alim. *Yearl. + Alim. *Adul*Yearl. + Adul.*Yearl. | | | |
| Taille portée 1 an (N=24) | | | |
| Effet retenu | | | |
| aucun | | | |
| Effet non sélectionné | | 0,78 > p > 0,09 | |
| Taille portée 2 ans $R^2 = 0,20$; $F_{3,26} = 3,41$; $p = 0,032$ | | | |
| Effet retenu | | | |
| Alim.-1 | | 0,042 | |
| Adul. | - 0,527 | 0,054 | - 0,37 |
| Effet non sélectionné | | 0,94 > p > 0,19 | |
| Taille portée >3 ans $R^2 = 0,26$; $F_{3,36} = 5,62$; $p = 0,003$ | | | |
| Effet retenu | | | |
| Adul. | -0,440 | 0,001 | -0,51 |
| Yearl. | 0,236 | 0,024 | 0,36 |
| Adul.*Yearl. | 0,118 | 0,034 | 0,34 |
| Effet non sélectionné | | 0,85 > p > 0,12 | |

Le nombre d'adultes dans le groupe influence négativement ($p=0,001$) la taille des portées, alors que la présence et le nombre de *yearlings* l'augmentent. L'interaction entre le nombre de femelles adultes et le nombre de femelles *yearlings* est significative ([Figure 28](#)). Les effets de ces deux paramètres sur la taille des portées sont plus qu'additifs, car les pentes des droites de régression varient. Ainsi, si par exemple le paramètre, nombre de femelles *Yearlings*, est fixé ($Y=0$ à $Y=4$), la taille de portée sera d'autant plus faible que le nombre d'adultes dans le groupe augmente ([Figure 28a](#)). De manière similaire, si le paramètre, nombre de femelles Adultes, est fixé ([Figure 28b](#), $A=1$ à $A=4$), la taille de



portée s'accroît d'autant plus que le nombre de femelles *yearling* dans le groupe s'amplifie (excepté pour les femelles adultes seules, $A=1$).

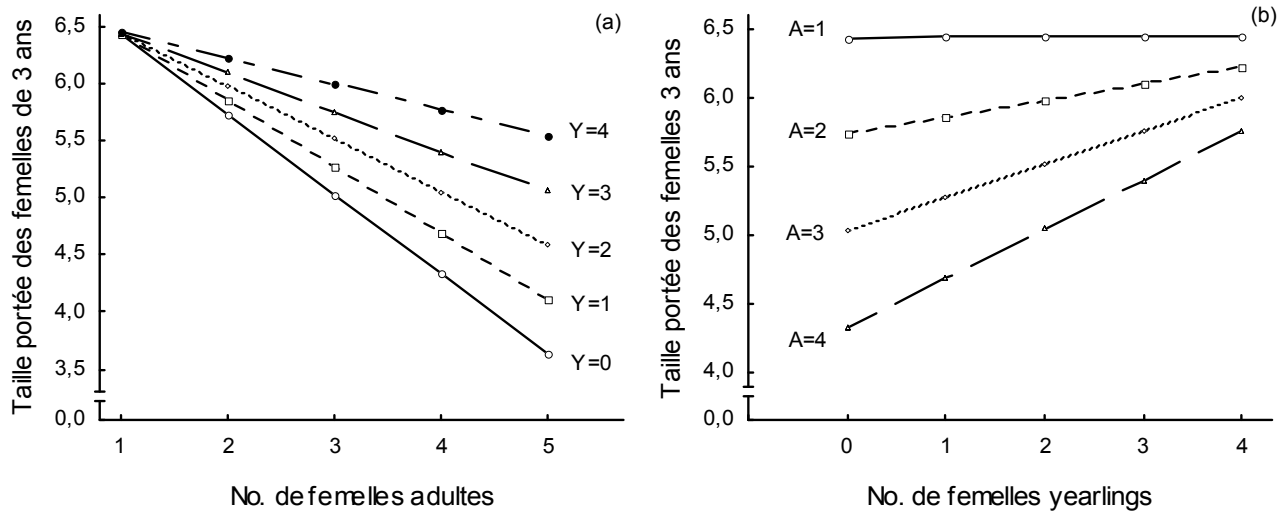
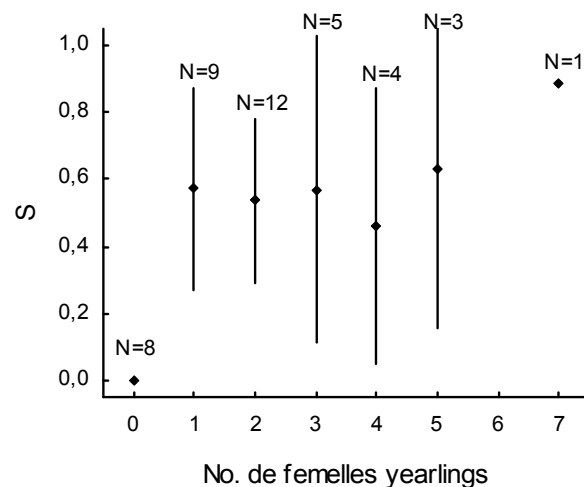


Figure 28 : Variation de la taille de portée des femelles de 3 ans ou plus, en fonction de l'interaction entre le nombre de femelles Adultes (A) et le nombre de femelles *Yearlings* (Y) présents dans le groupe. (a) nombre de femelles adultes et valeurs conditionnelles des femelles *yearlings*, (b) nombre de femelles *yearlings* et valeurs conditionnelles de femelles adultes. *Relationships between litter size for breed female's aged of 3-yr or more and the interaction between the number of adults (A) and yearlings (Y) females within group. (a) Number of adult females and conditionals values of yearling females; (b) Number of yearling females and conditionals values of adult females.*

Biais de reproduction dans les groupes. Dans un groupe, l'indice du biais de reproduction (S) fluctue fortement ($p < 0,001$) en présence ($N = 34$, $S = 0,56$ IC : 0,45-0,66) ou en absence ($N = 8$; $S = 0,0$) de femelles *yearlings* (Figure 29).

En présence de femelles *yearlings* dans le groupe, S n'est pas corrélé ($r_s = -0,01$; $p = 0,95$) à leur nombre. De plus, S n'est pas rattaché au nombre de femelles adultes présent dans le groupe ($r_s = -0,11$; $p = 0,55$).

Figure 29 : Relation entre le biais de reproduction (S) et le nombre de femelles *yearlings*. *Relationship between reproductive skew and number of yearling females (mean \pm CI).*



Note :

Bien que le biais de reproduction soit exclusivement trouvé dans des structures matrilineaires, il n'est pas forcément "dirigé contre" les femelles *yearlings*. Dans la famille 10, année 3 [groupe étudié sous caméra] la femelle adulte ne s'est



pas reproduite ce qui n'est pas le cas d'une des femelles *yearlings*. Il est également remarqué des groupes, avec plusieurs femelles adultes et des *yearlings*, où certaines femelles adultes ne se reproduisent pas [familles 6, 9, 10, 15, 16 et 12].

A l'instar des résultats trouvés sur la taille des portées en fonction de l'âge des femelles, le rapport J/F varie en fonction des paramètres démographiques et des disponibilités alimentaires (Tableau 27).

Dans un groupe, la quantité de jeunes par femelle résulte du compromis entre le nombre d'adultes en fonction du nombre de femelles *yearlings*, et ce, quelque soit les ressources alimentaires à l'année (n) (Figure 30, b et d) et à l'année (n-1) (Figure 30, a et c). En revanche les effets des paramètres démographiques simples ne sont pas significatifs.

Tableau 27 : Régression multiple comparant le rapport J/F en relation avec les paramètres démographiques.
Multiple regressions between the ratio J/F and the group demographic parameters.

| | Variable | Pente (b) | p | r partiel |
|---|--|-----------|----------------|-----------|
| Groupe biais Adulte | | | | |
| - <i>Alim n-1</i> Effet retenu | $R^2 = 0,24$; $F_{3,24} = 3,92$; $p = 0,021$ | | | |
| | Adul. | - 0,45 | 0,026 | - 0,41 |
| | Alim.-1 | | 0,034 | |
| Effet non sélectionné | | | 0,92> p > 0,42 | |
| - <i>Alim n</i> Effet retenu | $R^2 = 0,27$; $F_{5,22} = 2,97$; $p = 0,034$ | | | |
| | Adul. | | 0,11 | |
| | Alim. n | | 0,12 | |
| | Alim. n*Adul. | | 0,053 | |
| Effet non sélectionné | | | 0,75> p > 0,57 | |
| Groupe sans biais | | | | |
| - <i>Alim n-1 ou Alim n</i> Effet retenu | $R^2 = 0,50$; $F_{2,8} = 6,08$; $p = 0,024$ | | | |
| | Adul. | 1,07 | 0,04 | 0,65 |
| | Repro Y. | -1,03 | 0,047 | -0,64 |
| Effet non sélectionné | | | 0,96> p > 0,12 | |
| Groupe Total | | | | |
| - <i>Alim. n-1</i> Effet retenu | $R^2 = 0,25$; $F_{5,34} = 3,64$; $p = 0,01$ | | | |
| | Adul. | | 0,71 | 0,41 |
| | Yearl. | | 0,081 | |
| | Alim.-1 | | 0,012 | |
| | Adul.*Yearl. | 0,30 | 0,011 | |
| Effet non sélectionné | | | 0,93> p > 0,78 | |
| - <i>Alim. n</i> Effet retenu | $R^2 = 0,22$; $F_{5,22} = 3,28$; $p = 0,02$ | | | |
| | Adul. | | 0,26 | 0,50 |
| | Yearl. | | 0,25 | |
| | Alim. n | | 0,058 | |
| | Adul.*Yearl. | 0,38 | 0,002 | |
| Effet non sélectionné | | | 0,68> p > 0,07 | |

L'effet de l'interaction entre les deux catégories de femelles est plus qu'additif. Pour une modalité d'un des deux paramètres, le nombre de jeunes varie en fonction des valeurs conditionnelles de l'autre facteur. Les droites de régression se croisent, traduisant des effets différents (positifs ou négatifs) pour chaque valeur conditionnelle (Figure 30). Ainsi l'accroissement du nombre de femelles *yearlings*



aura un effet négatif dans les groupes constitués de zéro¹ à une femelle adulte et un effet positif pour les groupes composés de deux adultes ou plus (Figure 30, c et d). L'effet, d'une augmentation du nombre d'adultes, sera négatif en absence ou en présence d'une ou deux femelles *yearlings* et sera positif si le groupe contient plus de deux femelles *yearlings* (Figure 30, b et c).

Les disponibilités alimentaires à l'année (n-1) ($F_{2, 34} = 3,81$; $p = 0,032$) et à l'année (n) ($F_{2, 34} = 3,09$; $p = 0,058$) influencent le rapport J/F.

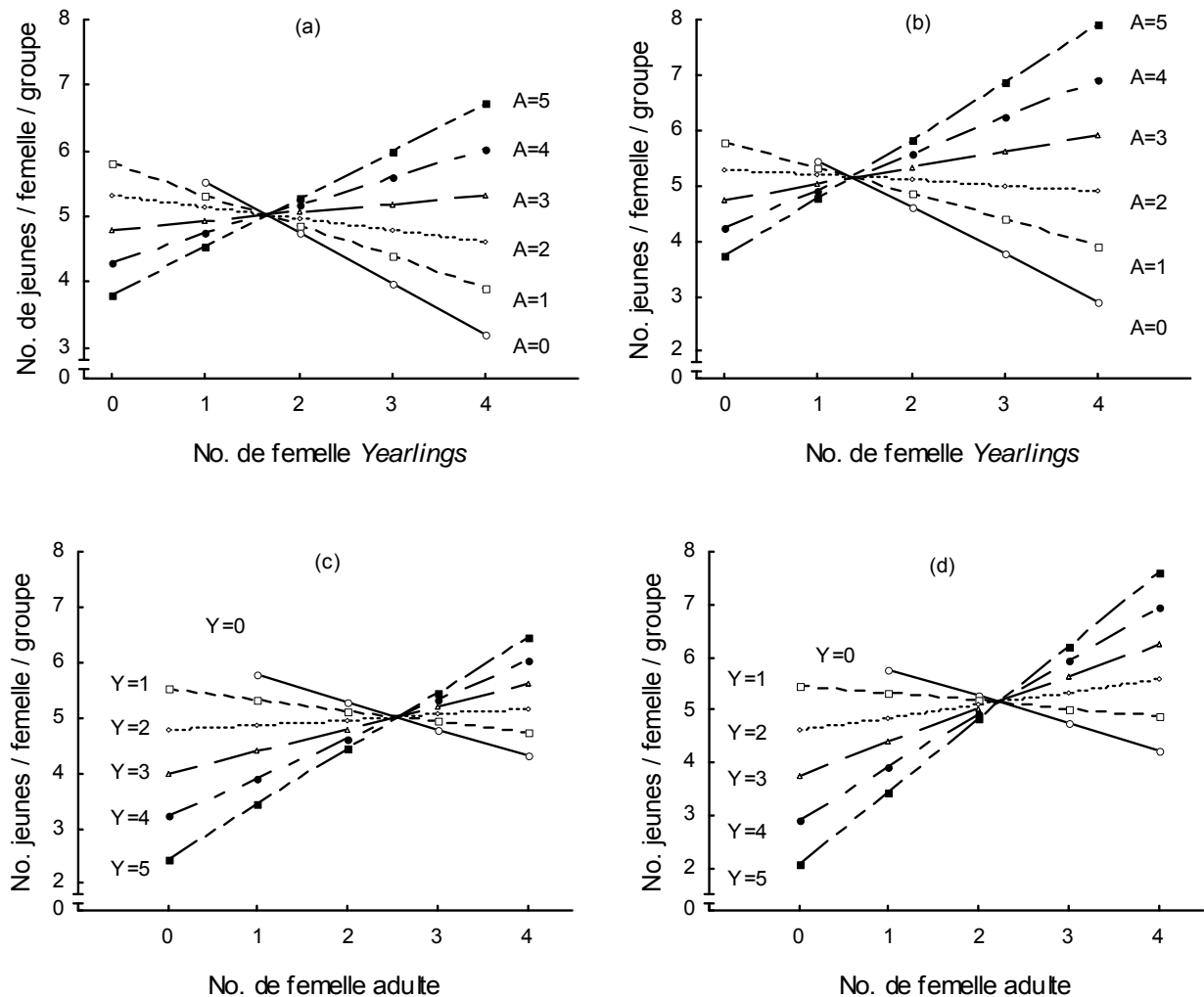


Figure 30 : Variation du rapport J/F en fonction de l'interaction entre le nombre de femelles Adultes (A) et le nombre de femelles *Yearlings* (Y) présent dans le groupe aux années (n-1) (a et c) et (n) (b et d). (a et c) Nombre de femelles adultes et valeurs conditionnelles des femelles *yearlings*, (b et d) nombre de femelles *yearlings* et valeurs conditionnelles de femelles adultes. *Relationships between number of offspring by breeder female into a group and the interaction between the number of adults (A) and yearlings (Y) females in years (n-1) (a and c) and (n) (b and d). (a) Number of adult females and conditionals values of yearling females; (b) Number of yearling females and conditionals values of adult females*

Les comparaisons post-hoc entre le rapport J/F et les différentes catégories de production forestière indiquent des différences entre une année (n-1) caractérisée par une fainée (J/F = 4,2 ; IC : 3,5-4,9 ; N = 12 groupes) et une année sans fructification (J/F = 5,39 ; IC : 4,9-5,9 ; N = 20 ; $p = 0,017$). Une année (n-1)

¹ Bien que représenté sur le graphique (c et d), pour une valeur conditionnelle A=0, il n'a jamais été observé de reproduction pour une femelle *yearling* seule dans cette population. Pour plus de détails voir Chapitre 2.3.



avec une glandée (J/F = 5,3 ; IC : 4,5-6,1 ; N = 8 groupes) n'est pas significativement différente des deux autres catégories alimentaires ($p_{\min} = 0,15$).

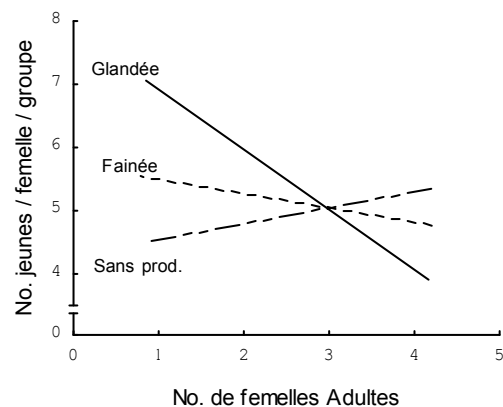
A l'année (n), bien qu'une glandée (J/F = 5,4 ; IC : 4,8-6 ; N = 15 groupes) ou une fainée (J/F = 5,3 ; IC : 4,6-6,1 ; N = 9 groupes), augmente le nombre de jeunes, cette différence n'est pas significative par rapport à une année sans fructification ($0,99 > p > 0,15$; J/F = 4,5 ; IC : 3,9-5 ; N = 16 groupes).

Si les groupes sont classés en fonction des individus qui se reproduisent, *i.e.* des groupes où seules les femelles adultes (N=26) se reproduisent (nommés groupe biais adultes) ou des groupes (N=11) avec des reproductions partagées par les deux catégories de femelles (nommés groupe sans biais), les résultats ne sont pas exactement similaires.

- En effet, pour les groupes "biais adultes", trois paramètres sont importants, les ressources alimentaires à l'année (n-1) et à l'année (n) ainsi que le nombre d'adultes dans le groupe. Les ressources alimentaires à l'année (n-1) ($F_{2,24} = 3,88$; $p = 0,034$) évoluent de la même façon que pour le groupe "total". Ainsi, une année (n-1) caractérisée par une fainée induit une baisse du rapport J/F, réduction significativement différente d'une année sans fructification ($p = 0,049$) (les autres différences entre les disponibilités alimentaires sont non significatives ; $0,57 > p > 0,44$).

Ni l'effet des ressources alimentaires à l'année (n), ni l'effet du nombre de femelles adultes, seuls, sont significatifs. En revanche leur interaction influence le nombre de jeunes comme l'expose la Figure 31.

Figure 31 : Rapport J/F, en fonction de l'interaction entre le nombre de femelles Adultes et les disponibilités alimentaires à l'année (n). *Number of offspring by breeder female in relation to the interaction between number of adult females and food availability in year (n).*



- Pour les groupes "sans biais", les résultats montrent que le nombre de jeunes par femelle reproductrice dépend du compromis entre le nombre de femelles *yearlings* qui se reproduisent et le nombre d'adultes dans le groupe. Les femelles *yearlings* qui se reproduisent baissent le nombre de jeunes (pente (b) = -1,03), alors que le nombre d'adultes l'augmente, avec une pente pratiquement identique (b = 1,07).

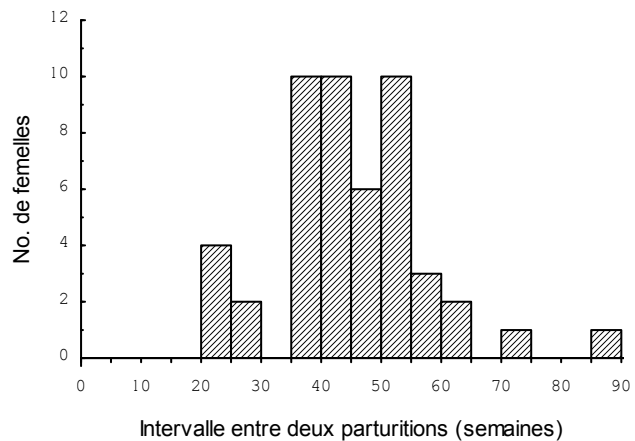
En revanche, d'une manière plus surprenante, ni les ressources alimentaires à l'année (n-1), ni à l'année (n), influencent le rapport J/F [mais l'échantillon est faible (N = 11 groupes ; 6 années)].

Intervalle entre Deux Parturitions. Pour 49 femelles, la distribution de l'intervalle entre deux mises-bas a été analysée. Cette distribution s'échelonne entre un minimum de 21 semaines à un maximum de 89 semaines, avec un intervalle médian, entre deux épisodes reproductifs, de 45 semaines (Figure 32, 1^{er}-3^{ème} : 38-52).

**Note :**

Une estimation indirecte de l'IDP, calculé cette fois sur la population entière de la forêt d'Arc-en-Barrois, peut également être établie à partir du Tableau de chasse. Grâce à la longueur des fœtus portés par les femelles gestantes tuées, la date de mise-bas "supposée" peut être estimée (Mauget 1980). Il est ainsi possible de connaître et de prévoir le pic de naissance dans la population. Pour deux années différentes, l'intervalle entre deux pics de naissance correspond à une mesure approchée de l'IDP. Pour la même période d'étude, l'IDP de la population, calculé uniquement à partir des fœtus des femelles adultes tuées, est de 48 semaines \pm 2 semaines [min-max= 36-58 semaines]. Cette valeur approchée de l'IDP, estimée sur des individus distincts, varie de seulement 15 jours de celle que j'ai trouvé pour des individus identiques. Les deux mesures ne sont pas significativement différentes ($p=0,54$).

Figure 32 : Distribution de l'IDP de 49 femelles. Une colonne représente un intervalle de cinq semaines. *Estimated interbirth interval of 49 females. Bars indicate (every five weeks) the number of female giving birth the second year in relation to time between their two reproductions.*



Une corrélation quadratique significative ($p < 0.001$) entre l'IDP et le nombre de femelles adultes dans le groupe à l'année ($n+1$) existe (Figure 33a). En revanche le nombre de femelles *yearlings* recrutées n'influence pas l'IDP. L'intervalle entre deux mises-bas (Tableau 28) n'est pas corrélé à la parité des femelles, ni au critère retenu pour étudier l'IP.

Tableau 28 : Modèles Généraux de Régression comparant l'intervalle entre deux parturitions en fonction des facteurs sociaux et écologiques. *General Regression Models comparing interbirth interval to social and ecological factors.*

| Variables | df | F | P |
|---|---|-------|---------------|
| IDP = Adul. + Adul. ² + Yearl. + Alim n + Alim.-1 + parité + Résidus (N2/N1) | | | |
| Effet retenu | $R^2 = 0,60$; $F_{4,30} = 13,97$, $p < 0.00001$ | | |
| Adul. | 1 | 15,40 | 0,0005 |
| Adul. ² | 1 | 19,65 | 0,0001 |
| Alim. n | 2 | 12,70 | 0,0001 |
| Effet non sélectionné | | | |
| Résidus | 1 | 1,62 | 0,21 |
| Alim. n-1 | 2 | 0,82 | 0,45 |
| Yearl. | 1 | 0,21 | 0,65 |
| Parité | 1 | 0,04 | 0,84 |

L'alimentation examinée à partir de la production forestière influence l'IDP seulement à l'année (n). Les comparaisons post-hoc entre l'IDP et les catégories de production forestière (Figure 33b) indiquent des différences entre une année (n) sans fructification (IDP = 53 semaines; $n = 20$) et une



année avec des fructifications (fainée IDP = 46 semaines; $n = 13$, $p = 0,009$; glandée IDP = 38 semaines; $n = 14$, $p < 0,001$). La différence de l'IDP entre une année de fainée et une année de glandée ne diffère pas significativement ($p = 0,45$).

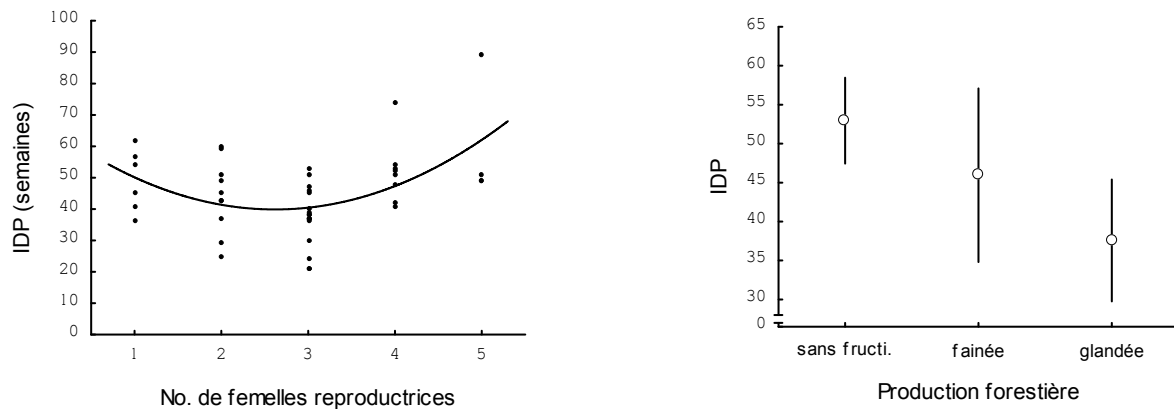
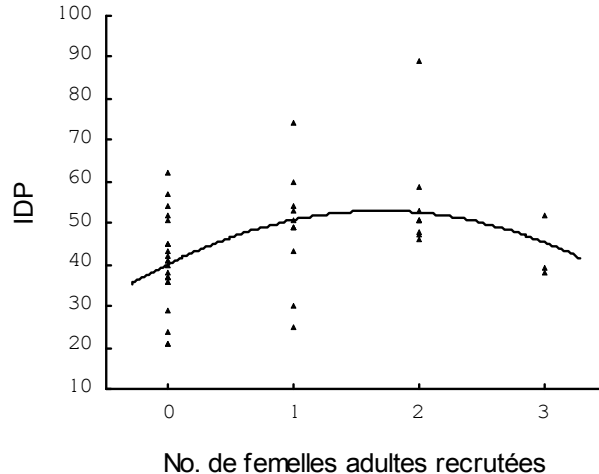


Figure 33 : Relation entre l'IDP (en semaines) et les paramètres démographique et écologique : (a) en fonction du nombre de femelles adultes, (b) en fonction des disponibilités alimentaires. *The relationship between interbirth interval in week and (a) the number of older females in the social group ($n = 42$), (b) from different forest food availability (non-existent, beechen or acorn), during the autumn after the first reproduction ($n = 44$). (mean \pm CI)*

Une corrélation quadratique significative entre l'IDP et le nombre de femelles adultes recrutées dans le groupe à l'année ($n+1$) existe ($R^2 = 0,16$; $F_{2, 44} = 5,38$, $p = 0,008$; $IDP = -4,45 \cdot RA^2 + 15,10 \cdot RA + 40,15$) (Figure 34).

Figure 34 : Relation entre l'IDP et le nombre de femelles adultes recrutées (RA) dans le groupe. *Relationship between interbirth interval (IDP) and the number of older females, which were recruited (RA) in the group.*



Les résidus du nombre d'adultes recrutées en fonction du nombre total d'adultes à l'année (n), sont corrélés positivement avec l'IDP ($r_p = 0,34$; $p = 0,02$), indiquant que plus le groupe recrute de femelles adultes et plus celles-ci auront un IDP élevé.

IV. 3 DISCUSSION

L'objectif de cette partie a été de tester l'influence des facteurs sociaux et des disponibilités alimentaires sur les stratégies de reproduction des femelles de sanglier. L'analyse a montré que deux

des trois paramètres de reproduction étudiés varient en fonction des facteurs sociaux et des disponibilités alimentaires ([Tableau 29](#)).

Tableau 29 : Validité des prédictions testées concernant les facteurs pouvant influencer la *fitness* directe des laies.

| Prédictions | | | Validité |
|-------------------------|-----------|--|-------------------|
| Biais reproducteur | 1 | que dans les groupes mixtes | OUI |
| | 2a | Taille du groupe influence seulement P (repro.) des femelles <i>yearlings</i> | Pas montré |
| | 2b | Taille du groupe influence taille de portée | OUI |
| P (repro.) | 2c | Alim. (n-1) pas d'influence sur P (repro.) des adultes, ni sur taille de portée | OUI/NON |
| | 2d | Alim. (n-1) influence P (repro.) des femelles <i>yearlings</i> | OUI |
| | 2e | Alim. (n) pas d'influence sur P (repro.) | OUI |
| Taille portée | 2f | Alim. (n) influence que tailles de portées des adultes, mais pas celles des <i>yearlings</i> | Pas montré |
| | 3a | est corrélé négativement aux No. adultes | Pas montré |
| | 3b | est corrélé négativement aux No. <i>Yearlings</i> | Pas montré |
| No. Jeunes par femelles | 3c | est influencé par l'Interaction No. adultes x No. <i>yearlings</i> | OUI |
| | 3d | dans groupe maternel adulte n'est pas influencé par Alim. (n-1) | NON |
| | 3e | dans groupe matrilineaire est influencé par Alim. (n-1) | OUI |
| IDP | 3f | est influencé par Alim. (n) | OUI |
| | 4a | corrélé linéairement et positivement avec taille de groupe | NON |
| | 4b | augmente avec production forestière à l'année (n-1) | Pas montré |
| | 4c | diminue avec production forestière à l'année (n) | OUI |
| | 4d | est influencé par la parité des femelles | Pas montré |
| | 4e | est influencé par l'IP à l'année (n-1) | Pas montré |

1. Prévalence d'un épisode reproductif en fonction de l'âge des femelles.

La probabilité qu'une femelle participe à la reproduction dépend essentiellement de son âge. Ainsi, **33% des femelles *yearlings* se reproduisent et environ 95% des femelles de deux ans ou plus.** Ces deux proportions se rapprochent de celles trouvées dans d'autres populations (e.g. [Briedermann 1971](#)).

Pour les femelles adultes, aucun paramètre étudié n'influence la probabilité, pour celles-ci, de se reproduire. Toutefois, toutes les femelles adultes qui ne participent pas à la reproduction :

- (i) sont suivies entre 1997 et 2001 ;
- (ii) appartiennent à 7 des 12 familles suivies pendant ces périodes ;
- (iii) 6 des 7 familles¹ sont contrôlées soit positives à la brucellose (5 familles) ([Rossi, comm. perso.](#)) ou/et soit sont victimes de gale (2 familles)

Ainsi, je pense que pour les femelles adultes, les échecs dans un épisode reproductif sont directement liés à ces deux endémies. Pour conclure sur ce point, je considère qu'en absence de maladie, la participation annuelle à la reproduction des femelles adultes est absolue.

Pour les femelles *yearlings*, leur première reproduction est conditionnée par au moins un facteur étudié dans cette partie, les ressources alimentaires disponibles dans leur printemps de marçassins (au [Chapitre 2.3](#), deux autres paramètres déterminants ont été analysés : l'âge de la mère et le mois

¹ Les informations pour la dernière des familles [famille 15] ne sont pas connues, car elle n'a jamais été recapturée ni dans les pièges, ni à la chasse....



de naissance des *yearlings*). Deux autres facteurs, les ressources alimentaires à l'année (n) et le nombre d'adultes présent dans le groupe sont néanmoins en limite de significativité.

Un premier printemps caractérisé par une fainée augmente la probabilité des femelles à se reproduire l'année suivante. De plus, Servanty montre (2003) qu'une fainée et une glandée avancent la date de reproduction (confirmée ici par un IDP réduit). Il en résulte des jeunes femelles nées tôt dans la saison et ce dans un printemps riche en production forestière. Ainsi il est probable qu'elles atteignent un poids et donc une maturité sexuelle plus rapidement que les femelles nées plus tard une autre année (en raison d'une absence de fructifications forestières)¹.

Peut-on alors qualifier ce constat "d'effet cohorte" ou plus simplement "d'effet maternel" (Benton et al. 2001, Lindstrom & Kokko 2002) ?

Un "effet cohorte" est un phénomène où les cohortes, c'est-à-dire l'ensemble des individus nés la même année dans une même population, diffèrent entre elles dans leurs propriétés, comme par exemple la fécondité (Lindstrom et Kokko 2002). Toutefois, à l'inverse de "l'effet maternel", "l'effet cohorte" n'entraîne pas nécessairement la production de jeunes de meilleures qualités (Benton et al. 2001). Bien que "l'effet cohorte" soit un phénomène abondamment décrit dans la littérature (voir chez les ongulés, Kruuk et al. 1999, Festa-Bianchet et al. 2000, Gaillard et al. 2003 pour une synthèse Lindstrom 1999), il n'est pas exclu que suite à une fructification forestière, les femelles reproductrices soient de meilleure qualité phénotypique et affectent, ainsi, la qualité des jeunes. Je pense que les données et les connaissances sur le sanglier ne permettent pas, actuellement, de trancher pour l'un des deux effets.

Quant à savoir pourquoi il existe un effet différentiel suivant le type de fructification forestière à l'année (n-1), sur la reproduction future des femelles *yearlings*, les résultats obtenus ici ne cautionnent aucun élément de réponse.

2. Taille de portée des laies.

De manière globale, la taille de portée dépend de deux facteurs sociaux : l'âge des femelles et le nombre de femelles adultes dans le groupe (excepté pour les femelles *yearlings*). En fonction de l'âge, deux autres éléments peuvent intervenir, les disponibilités alimentaires présentes à l'année (n-1) et le nombre de femelles *yearlings* dans le groupe. Aux vues de ces résultats, plusieurs constats s'imposent :

(a) Les disponibilités alimentaires à l'année (n) ne semblent pas influencer la taille de portée, contrairement à ce qui est fréquemment décrit dans la littérature (Aumaitre et al. 1982, Mauget et al. 1984).

Pour les femelles *yearlings*, la participation à la reproduction étant un investissement coûteux (Chapitre 3.3), il est probable qu'aucun supplément de dépenses maternelles ne peut être fourni pour modifier la taille de portée et ce malgré les disponibilités alimentaires présentes au moment de la saison de reproduction.

¹ Cette différence de poids devrait se retrouver, même si les jeunes n'ont pas le même taux de croissance comme le montrent les travaux de Servanty (2003) (année riche = croissance faible (112g/j) et année pauvre = croissance rapide (124g/j)). Cet auteur explique ces résultats surprenants par un phénomène de croissance compensatoire lors des années sans fructification.



Pour les femelles adultes, il semblerait que l'alimentation disponible à l'automne n'influence que la précocité de l'entrée en reproduction (baisse de l'IDP et voir [Servanty 2003](#)). Pour expliquer ce résultat, plus que surprenant, deux hypothèses peuvent être avancées :

- (i) les données ne permettent pas de montrer un effet, car celui-ci, s'il existe, pourrait être de faible amplitude et serait donc masqué par des effets plus importants, comme les facteurs sociaux ;
- (ii) contrairement aux autres études qui, elles, se basent sur la taille de portée fœtale, nommée généralement taille de portée primaire, l'estimation faite ici repose sur la taille de portée secondaire, c'est-à-dire sur le nombre de marcassins. Cependant cette estimation a pu être affectée par une mortalité des marcassins dans les premières semaines qui suivent la parturition ([Chapitre 3.2](#)). Ce biais dans l'évaluation de la taille de portée peut avoir comme conséquence de réduire l'effet des ressources alimentaires sur ce paramètre.

A partir de l'analyse sur le rapport J/F qui a montré un effet marginalement significatif des ressources alimentaires à l'année (n) ($p = 0,058$), je pense que la première hypothèse est à privilégier.

Enfin, pour en terminer avec les effets constatés des disponibilités alimentaires, il faut souligner que, pour les femelles de deux ans, les fructifications présentes à l'année (n-1), c'est-à-dire l'année où elles sont *yearlings*, influencent la taille des portées.

Une des hypothèses aurait pu être que les ressources alimentaires, de l'année où elles sont *yearlings*, se répercutent sur la stratégie de reproduction adoptée (participation à une première reproduction et/ou la taille de portée). Il s'ensuit que la taille de portée des femelles de 2 ans diffère de celles qui se sont déjà reproduites (femelles multipares) et des primipares. Toutefois, cette hypothèse ne semble pas se vérifier pour deux raisons :

- (i) pour les femelles *yearlings*, les résultats ne montrent pas d'effet significatif des ressources alimentaires à l'année (n) sur la participation à la reproduction ($p = 0,076$), ni sur la taille de portée ;
- (ii) au [Chapitre 3.3](#), l'analyse a montré que les femelles qui se reproduisent à 1an ont une taille de portée à 2 ans plus importante que celles qui se reproduisent pour la première fois à 2 ans.

Je pense, comme je l'ai évoqué plus haut, que l'effet des disponibilités alimentaires à l'année (n) sur les stratégies de reproductions est difficile à montrer et que mes données réduites (par rapport (i) à ce phénomène complexe, (ii) à un tableau de chasse), ne permettent pas, hormis de dégager une tendance, de la confirmer.

(b) Le nombre de laies adultes dans le groupe influence négativement la taille de portée des femelles adultes. Il existe ainsi un mécanisme de régulation interne dans le groupe, basé probablement sur la compétition intra-groupe, qui régule le nombre de jeunes comme chez d'autres ongulés ([Clutton-Brock et al. 1982b](#)). Ainsi une femelle de 3 ans aura une taille de portée de 33% plus grande si elle est seule, que dans un groupe avec 3 autres femelles adultes.

Cependant fait surprenant, **si la compétition intra-groupe est réellement le mécanisme de régulation, celui-ci est âge-dépendant.** En effet, la présence de femelles *yearlings* augmente la taille des portées si le groupe est constitué d'au moins deux adultes ([Figure 28](#)). Les résultats obtenus en utilisant le rapport J/F confirment plus au moins ce mécanisme de compétition intra-groupe ([Figure 30](#)). Ainsi, dans les groupes :



- où seules les femelles adultes se reproduisent, leur nombre est corrélé négativement avec le nombre de jeunes par femelle. Ce résultat confirme l'hypothèse PFC de van Schaik (1983).
- où les femelles *yearlings* se reproduisent, la taille de portée des femelles *yearlings* étant réduite (moy : 3,5 marcassins), plus cette classe d'âge se reproduit et plus le rapport J/F diminue. À l'inverse, le nombre de femelles adultes augmente ce rapport.
- où aucune distinction n'est faite concernant l'âge des femelles qui se reproduisent, l'interaction entre les femelles *yearlings* et les femelles adultes indique des effets inverses sur le rapport J/F (Figure 30). Ces effets distincts varient en fonction de la proportion, dans le groupe, de chaque classe d'âge de femelles, ce qui se traduit par une compétition intra-groupe.

Pour conclure et résumer les relations qui existent entre les paramètres démographiques du groupe familial et la taille de portée, les résultats ont montré un effet négatif du nombre de femelles adultes. Cette influence négative est le résultat probable de la compétition entre les femelles adultes du groupe (Clutton-Brock et al. 1982b). L'influence des femelles *yearlings* est plus difficilement explicable car celle-ci est dépendante d'autres paramètres (sociaux et physiologiques) (Chapitre 3).

3. L'analyse de l'intervalle entre deux épisodes reproducteurs souligne également l'existence d'une compétition intra-groupe entre les femelles adultes, mais également l'existence d'une compétition inter-groupes. Ces résultats confirment l'hypothèse faite par Wrangham (1980) (Cadre 5) et déjà vérifiée chez certains primates (Takahata et al. 1998, Hill et al. 2000).

- à faible effectif, l'IDP est inversement proportionnel au nombre de femelles adultes. Les femelles adultes qui adoptent une stratégie de vie en groupe vont bénéficier de divers avantages (Chapitre 3) que ne peuvent pas apprécier les laies adultes qui vivent seules ou en faible nombre. Ainsi une compétition inter-groupes va apparaître, et pour les groupes composés d'un nombre optimal de femelles adultes, un IDP réduit et optimal sera sélectionné.

- passé un seuil, ici 3 femelles adultes, l'IDP augmente en réponse à la compétition intra-groupe de plus en plus grande entre les femelles adultes.

Ces deux phénomènes expliquent la forme en U de la relation entre l'IDP et le nombre d'adultes.

La compétition intra-groupe est dépendante du nombre de femelles adultes recrutées dans le groupe. En revanche, le nombre de femelles *yearlings* recrutées ne semble pas influencer l'IDP, ce qui suggère que la compétition intra-groupe entre les femelles ne dépend pas de cette classe d'âge. L'effet distinct sur l'IDP de l'âge des femelles recrutées invite à se poser la question de savoir si un **IDP réduit est une stratégie adaptée, c'est-à-dire une stratégie qui augmente la *fitness* de l'individu ou au contraire une stratégie qui est moins adaptée qu'un IDP plus large.**

- d'un point de vue individuel, il me semble que, pour les espèces polytoques, plus une femelle a d'événement reproducteur et plus son LRS sera élevé. Ainsi, plus ces IDP sont réduits et plus la *fitness* directe augmente. Cependant à chaque épisode reproductif, la RRV diminue. De la sorte que, plus une femelle s'engage dans des événements reproducteurs et plus la RRV sera faible, ce qui favorise la sénescence. L'environnement stochastique engendré par les pressions anthropiques réduisant très fortement le nombre de femelles en âge de sénescence (Chapitre 2.1), celles-ci devrait favoriser des stratégies optant pour un IDP faible.



- Toutefois, les laies de la population d'Arc-en-Barrois vivent entre individus apparentés, favorisant ainsi la sélection de parentèle. Au [Chapitre 3.1](#), les résultats ont montré qu'une absence de synchronisation des mises-bas provoque la scission du groupe. Celle-ci diminue les bénéfices que procurent la vie en groupe, et donc diminue la *fitness* des individus. Ainsi, une femelle a peut-être intérêt à opter pour une stratégie qui retarde son entrée en reproduction. Cette stratégie entraîne une augmentation de l'IDP, accompagnée d'une synchronisation des parturitions et donc du maintien, uni, des femelles du groupe familial. Dans ce cas, un IDP moyen sera plus avantageux, augmentant ainsi l'*inclusive fitness*. Si j'applique ce raisonnement plus loin, plus le nombre de femelles adultes recrutées dans le groupe est important et plus une femelle a intérêt à avoir un IDP moyen. Ainsi, une femelle avec un IDP moyen augmente ses chances de synchroniser sa date de parturition avec le plus grand nombre de femelles.

Si cette dernière hypothèse est vraie, la deuxième partie de courbe en U ne s'explique pas forcément par la compétition intra-groupe, mais comme une stratégie visant à optimiser la synchronisation des laies en gésine à l'intérieur du groupe familial.

Cette réflexion invite à se poser une deuxième question, **est-il avantageux pour les laies adultes de la population d'Arc-en-Barrois de vivre en groupe ?**

L'analyse des bénéfices et des coûts engendrée par la vie en groupe a été étudiée au [Chapitre 3](#), mais :

- s'il n'y a pas d'avantages de vivre en groupe, alors un IDP réduit est probablement la stratégie qui optimise l'*inclusive fitness* ([Chapitre 3.3](#))
- si la vie en groupe procure un bénéfice, un IDP intermédiaire semble plus adapté.

De façon non surprenante, l'IDP est également influencé par les ressources alimentaires à l'année (n). Ainsi une fructification forestière (glandée ou fainée) réduit l'IDP et une absence de fructification l'accroît. Ceci confirme les résultats d'une variation de la période de reproduction en fonction des disponibilités alimentaires, trouvés dans d'autre population ([Mauget 1980](#), [Aumaitre et al. 1982](#)), mais également dans celle d'Arc-en-Barrois ([Servanty 2003](#)).

En revanche contrairement à l'étude de Servanty ([2003](#)), les ressources alimentaires à l'année (n-1) ne semblent pas influencer l'IDP et donc probablement pas la date d'entrée en reproduction.



DISCUSSION DU CHAPITRE

Dans la population forestière d'Arc-en-Barrois, les femelles de sanglier ont adopté une stratégie de vie en groupe entre individus apparentés génétiquement.

Ces formations, constituées généralement d'un effectif assez faible d'adultes et/ou de *yearlings*, sont stables entre deux années, c'est-à-dire que tous les individus survivants d'un groupe familial à l'année (n) reforment, ensemble, un nouveau groupe familial à l'année (n+1). Toutefois, peu de femelles vieillissent suffisamment, ce qui implique

- (i) des groupes familiaux avec des individus jeunes et,
- (ii) des observations de laies de plus de quatre ans rarissimes.

La pérennité des familles est assurée essentiellement par la forte production de jeunes et par le recrutement des femelles *yearlings* survivantes. En cas de forte perturbation liée à la chasse, les effectifs de la lignée matriarcale peuvent devenir très faibles, voire entraîner leur disparition. Ainsi, chaque année, la taille des groupes s'accroît en moyenne de 4,2%. Cet accroissement, relativement faible, est peut-être un indicateur d'une relative stabilité démographique de la population forestière d'Arc-en-Barrois, ou du moins du secteur d'études (~1/3 du massif) sur cette période (voir également [Chapitre 3.4](#) et [Chapitre 4](#)).

1. Une stabilité sociale soumise à la compétition intra-groupe... La probabilité, qu'une femelle a de se reproduire, est âge-dépendant, avec en moyenne 33% des femelles *yearlings* et 95% à 100% des femelles adultes. La taille de portée étant également sous l'influence de l'âge et peut-être du poids¹ des femelles, celle-ci est en moyenne de 3,5, 4,5 et 5,5 pour des femelles âgées respectivement de 1, 2 et 3 ans ou plus. **Forte probabilité à se reproduire et forte productivité caractérisent donc les laies de cette population.** Toutefois, il existe des mécanismes de régulation interne à la structure matrilineaire qui limitent son amplification. Deux mécanismes, chacun influencé par une des deux structures d'âges, ont été mis en évidence dans ce chapitre :

(i) Influence du nombre d'adultes sur le taux de croissance du groupe

Le nombre d'adultes influence négativement le taux de croissance du groupe. Pour expliquer au mieux cette corrélation, l'hypothèse d'une compétition intra-groupe entre les femelles a été envisagée. D'après cette hypothèse, **plus les laies sont nombreuses, plus la compétition entre elles s'élève et plus le taux de croissance diminue.**

La compétition intra-groupe agit sur au moins un paramètre reproducteur qui est la taille de la portée. Quel que soit l'âge des femelles qui se reproduisent, la présence d'autres femelles adultes dans le groupe entraîne une réduction de la taille de portée.

Cette réduction est constatée pendant la période d'élevage, ce qui invite à rester prudent quant aux mécanismes sous-jacents.

¹ Je renvoie encore à l'article de Côté & Festa-Bianchet (2001a) sur la relation entre l'âge et le poids. Pour les sangliers, je pense que l'âge est plus important que le poids : certaines familles possèdent des femelles adultes de petit gabarit (famille 11-12, 16) qui se reproduisent "bien", alors que d'autres familles (famille 7, 17), sont caractérisées par des femelles adultes de gabarit très important qui ne se reproduisent pas plus que d'autres pour un même âge.



- il se peut que la compétition intra-groupe apparaisse au moment de la fécondation ou/et pendant la gestation, entraînant alors une réduction de la taille de portée primaire (ou fœtale), comme le montrent certaines recherches sur *S. scrofa domestica* (Cronin et al. 1996). Cette réduction pourrait être le résultat d'une compétition directe (un stress des femelles qui entraîne des modifications hormonales réduisant ainsi la taille de portée) ou/et indirecte (*i.e.* interférence pouvant modifier le poids des individus) (Lawrence et al. 1994, Cronin et al. 1996).

- mais il se peut, également, que la réduction du nombre de jeunes s'exprime à un niveau post-partum. Dans ce dernier cas, cela implique une survie différentielle des jeunes en fonction du nombre de femelles adultes. L'infanticide¹ n'a, à ma connaissance, jamais été constaté chez *S. scrofa*. Cette survie est soit la conséquence d'une croissance différentielle en raison de la compétition entre les jeunes (amenant les individus les plus faibles à mourir), soit d'une augmentation des risques de mort accidentelle dus aux comportements maternels (constatée chez *S. scrofa domestica* Weary et al. 1996), soit d'une prédation différentielle. Au chapitre 3.2, les résultats ont montré que la croissance des jeunes n'est pas influencée par le nombre d'adultes dans le groupe. Ce résultat n'exclut pas, certes, la compétition entre les jeunes, mais limite sûrement son importance. Ainsi, la corrélation négative entre le nombre de femelles adultes et la taille de portée (ou le nombre de jeunes/femelle) est probablement la conséquence d'une mortalité différentielle des jeunes (accidentelle ou victime de prédation). Ces deux dernières hypothèses impliquent que plus les jeunes sont nombreux et plus : (i) leur risque de mort accidentelle s'accroît et/ou (ii) leur détection par un prédateur et ses conséquences augmentent. Dans ces derniers cas, la compétition intra-groupe entre les femelles adultes n'est pas le mécanisme vraiment décisif qui régule le taux de croissance des groupes, mais ce serait plutôt une compétition intra-groupe entre jeunes, pour leur survie.

Pour terminer sur ce point, il est intéressant de souligner que la présence des femelles *yearlings* limite la corrélation négative entre le nombre de femelles adultes et la taille de portée. Ce constat pourrait soit s'expliquer par une meilleure détection/défense face à un prédateur, réduisant ainsi le taux de mortalité, soit accroître le taux de croissance des jeunes, augmentant alors le taux de survie. Ces deux hypothèses complémentaires semblent assez réalistes et la seconde a été testée au Chapitre 3.2.

Quant à savoir si la réduction de la taille de portée en fonction du nombre de femelles s'opère via un mécanisme pré et/ou post-partum, aucun élément me permet d'en privilégier un.

(ii) Séparation du groupe et influence du nombre de femelle *yearlings*

L'autre mécanisme de régulation de la structure matrilineaire dépend des femelles *yearlings*. Plus elles sont nombreuses et plus le groupe familial a tendance à éclater. Contrairement au mécanisme précédent qui réduit le nombre de descendants, ici, le mécanisme de régulation agit sur la taille du groupe en provoquant une scission de celui-ci, en deux ou plusieurs unités. Ce phénomène se produit dans un tiers des cas (37%).

¹ Si ce comportement existe, sa valeur adaptative est difficilement explicable, car l'ensemble des individus du groupe est apparenté. Sinon, il faudrait envisager une survie différentielle en fonction de la multi-paternité des femelles... !! Phénomène qui me semble peu envisageable.



Le modèle de Sibly (1983) montre, qu'en deçà et au delà d'une taille optimale (Cadre 1), la *fitness* individuelle des membres du groupe diminue. Si un individu adopte des stratégies pour maximiser sa *fitness*, alors se séparer du groupe peut devenir une stratégie bénéfique. Ainsi, le modèle de Sibly prédit que les individus quittent le groupe quand les effectifs de celui-ci ne sont pas optimaux, entraînant la séparation du groupement. Les individus issus de cette scission peuvent former de nouvelles unités pour optimiser leur *fitness* individuelle. Bien que la *fitness* des laies ne soit pas mesurée en tant que telle, les résultats obtenus s'ajustent assez bien à ce modèle prédictif.

La décroissance de *fitness* des femelles est probablement due à la forte compétition à l'intérieur du groupe initial, suite à l'augmentation des effectifs. Cette compétition intra-groupe entraîne des budgets-temps différentiels (Cousse 1994), notamment si une ou deux femelles adultes se retrouvent avec une demi-dizaine de femelles *yearlings*.

Les résultats ont également montré qu'en cas de reproduction des femelles *yearlings* (33%), la plupart des groupes éclatent. La relation entre la reproduction des femelles et l'éclatement du groupe a été analysée dans le chapitre 3.1.

2. L'alimentation précoce des femelles *yearlings*... La participation à la reproduction des femelles *yearlings* est régie, comme chez la plupart des mammifères (Sadleir 1969, Sand 1996), par un poids seuil (chez le sanglier, Mauguet 1980, Servanty 2003, Chapitre 3.3).

Pour atteindre ce poids avant l'aoûstrus d'été et participer à un épisode reproductif, trois paramètres au moins doivent être réunis. Ainsi la femelle *yearling* doit être née :

- (i) dans une année de fructification forestière, et principalement dans une année caractérisée par une fainée,
- (ii) d'une mère adulte et,
- (iii) tôt dans la saison.

Ce dernier paramètre est fortement dépendant des deux autres (Mauguet 1980, Servanty 2003). De fait, l'âge de la mère n'est peut-être qu'un artefact et n'influencerait pas en soi le poids des femelles *yearlings* (Chapitre 3.2). Plus la femelle naît tôt dans la saison et dans un printemps avec des ressources alimentaires favorables, plus elle aura du temps pour gagner du poids. Ce gain de poids lui permettra alors d'atteindre la valeur seuil nécessaire à une maturité sexuelle et, éventuellement, de participer à un épisode reproductif.

Néanmoins, deux constats énigmatiques demeurent sur cette première participation à la reproduction pour les femelles *yearlings* :

(a) Pourquoi existe-t-il de la variabilité entre deux sœurs ?

Une des hypothèses est qu'il existe une compétition inter-jeunes [Famille 6 et 17] et même intra-portée [Famille 12, 13, 14 et 15], qui favoriserait la reproduction à 1an de certaines femelles au dépend de leur sœurs. Cette compétition intra-portée pourrait dépendre de la variabilité paternelle, que j'ai mis en évidence au Chapitre 1.4.

Il est très intéressant de souligner qu'en cas de scission du groupe, suite à un épisode reproductif des femelles *yearlings*, celles qui ne se reproduisent pas vont dans le groupe de leurs sœurs et non dans celui de leur mère. Ainsi, les femelles *yearlings* préfèrent se regrouper avec des individus de même âge, même si celles-ci ont reproduit, c'est-à-dire avec des femelles ayant un budget-temps proche,



qu'avec des individus présentant un degré de parenté identique (voire plus élevé), mais aux budgets-temps beaucoup plus distincts.

(b) Pourquoi existe-t-il un effet différentiel des fructifications forestières précoces sur la reproduction des femelles *yearlings* ?

Il est difficile de répondre clairement à la question, car pour être précis elle nécessiterait une analyse physiologique de l'effet d'une glandée et d'une fainée sur le poids, le taux de croissance et sur les taux hormonaux.

Toutefois, une des explications (non-physiologique) pourrait être qu'une glandée, comme il est fréquemment décrit dans la littérature (Mauget 1980, Aumaitre et al. 1982), accroît la taille de portée et donc, les dépenses parentales (sensu Evans 1990, Cadre 6) allouées à l'ensemble des jeunes sont plus grandes, ce qui réduit l'IP (Cadre 6). Au contraire, les résultats ont montré qu'une année caractérisée par une fainée n'a pas pour conséquence d'augmenter la taille de portée, ce qui permet aux femelles adultes d'accroître leur IP et donc d'avoir des filles de meilleur poids. Bien que l'analyse n'ait pas montré de corrélation entre la taille de portée et une année de glandée (mais voir commentaire), cette hypothèse n'est pas à négliger...

Pour en terminer sur les effets des ressources alimentaires disponibles l'année précédente, les résultats obtenus dans la [partie 1](#) ont montré que le taux de croissance du groupe est fortement réduit les années de fainée, par rapport à une année de glandée ou une année d'absence de fructification forestière. J'ai alors proposé quatre hypothèses pour expliquer l'effet distinct des ressources alimentaires sur le taux de croissance, sans toutefois pouvoir en privilégier une :

(a) une taille des portées différente suivant les disponibilités alimentaires. Bien que non démontrée ici, il semble bien y avoir une tendance, avec une taille de portée plus réduite pour les années caractérisées par une fainée.

(b) une survie différentielle suivant les disponibilités alimentaires. Il est peu probable, en raison du phénomène aléatoire des perturbations liées à la chasse, que la différence des ressources alimentaires influence fortement la survie des jeunes ; mais aucun élément ne réfute cette hypothèse. Cette hypothèse n'a pas été testée dans ce manuscrit.

(c) une participation des femelles à la reproduction, dépendante des disponibilités alimentaires. La probabilité que les femelles adultes s'investissent dans un événement reproducteur ne dépend pas des ressources alimentaires précédentes. En revanche, pour les femelles *yearlings*, une fainée, à l'inverse d'une glandée, a pour conséquence de favoriser une première participation à la reproduction ([Chapitre 2.4](#)). Or comme la reproduction des femelles *yearlings* est corrélée à l'éclatement du groupe ([Chapitre 2.3](#)), une fainée entraîne une réduction du taux de croissance de celui-ci, suite à la scission ([Chapitre 2.2](#)). Cette hypothèse est donc valide.

(d) un biais de la sexe-ratio en fonction des disponibilités alimentaires. Le taux de croissance des groupes résulte, en partie, du nombre de femelles *yearlings* qu'il contient. Ainsi, il est envisageable, qu'une année (n-1) avec beaucoup de jeunes femelles, l'année qui suit (n), soit caractérisée par des groupes possédant un taux de croissance important suite au recrutement des *yearlings*. Cette hypothèse ne semble pas valide car Servanty (2003) ne montre pas d'effet net des ressources alimentaires sur la sexe-ratio foetale. Toutefois, le biais de la sexe-ratio ne doit pas



forcément être interprété, ici, comme une différence entre le nombre de mâles et de femelles à une année fixe, mais plutôt comme une différence entre deux années dans la production des individus femelles. Si les hypothèses (a) et (d) sont complémentaires, on peut en conclure qu'un léger excédent dans la taille de portée, les années à glandée, produit un léger excédent de femelles par rapport aux années à fainée et donc une augmentation du taux de croissance des groupes l'année suivante...

Je considère les quatre hypothèses comme complémentaires les unes des autres pour expliquer l'effet distinct des disponibilités alimentaires sur le taux de croissance des groupes familiaux.

3. Lien entre les femelles *yearlings* et l'âge de la mère... Pour terminer ce chapitre, il est intéressant de noter que suivant l'âge de la mère, des relations particulières peuvent exister avec les femelles *yearlings*.

- Si ces dernières sont nées de femelles de 1an, leur association post-sevrage avec leur mère est très forte et, aucun cas de séparation n'est constaté. L'absence de scission, entre une femelle de 2 ans et ses filles *yearlings*, s'interprète assez facilement : la naissance tardive des femelles ([Chapitre 2.3](#)) empêche celles-ci d'atteindre une maturité sexuelle suffisamment précoce pour participer à une première reproduction avant la période estivale.

- Il existe une corrélation entre le recrutement des adultes et le recrutement de femelles *yearlings* ([Chapitre 2.1](#)).

Ces deux constats appuient fortement une éventualité, développée initialement chez les invertébrés et démontrée ensuite chez les oiseaux ([Gowaty & Lennartz 1985](#), [Konheur et al. 1997](#)), chez certains mammifères : marmottes à ventre jaune ([Armitage 1998](#)), d'autres rongeurs ([Lambin 1994](#)), hyènes ([Holekamp & Smale 1995](#)) et chez certains primates ([Nevison 1997](#), [Nunn & Pereira 2000](#)). Cette hypothèse suppose un IP (pré ou post-partum) différentiel en fonction du sexe des jeunes. Cet IP, distinct suivant les sexes :

- ne dépend pas des conditions de la mère comme le prédit l'hypothèse de Trivers & Williard ([1973](#)) (T-W) ; hypothèse développée chez les animaux polytoques par Williams ([1979](#)),

- n'est pas fonction du sexe qui disperse, comme le prédit l'hypothèse de la compétition pour les ressources locales (LRC) proposée par Clark ([1978](#)),

- mais résulte des bénéfices que procurent l'investissement dans le sexe philopatrique ([Gowaty & Lennartz 1985](#), [Emlen et al. 1986](#)). Cette hypothèse est généralement citée, sous le nom de l'hypothèse de l'accroissement des ressources locales (*Local Ressource Enhancement*, LRE) ([Gowaty & Lennartz 1985](#)).

L'hypothèse LRE est très rarement testée, car très peu connue par rapport aux deux autres¹. Elle propose que quand un sexe "repaye" le coût d'un épisode reproductif et amène ultérieurement des bénéfices à ses géniteurs ou à son groupe natal, ce sexe peut être surproduit sous certaines conditions. L'une d'elles est la formation de nouveaux groupes.

¹ L'hypothèse LRC peut être décomposée en fonction du niveau d'analyse, à un LRC-populationnel ou à un LRC-individuel. Certaines études incluent l'hypothèse LRE dans l'hypothèse LRC-individuel, bien que des distinctions (l'hypothèse LRE se focalise sur les bénéfices postérieurs, alors que l'hypothèse LRC se concentre sur les coûts) peuvent et doivent être faites (pour des détails voir [Nunn & Pereira 2000](#)).



En effet, en cas d'une scission des groupes s'il existe dans la population une compétition inter-groupes, plus la taille de ces nouvelles entités est importante et plus l'effet de cette compétition, pour les individus du groupe, sera négligeable. Aussi cette hypothèse prédit que les femelles qui se séparent s'investissent plus dans le sexe philopatrique qui, chez les mammifères, est généralement le sexe féminin (Grenwood 1980, Dobson 1982). Ainsi, un an après la séparation, les mères peuvent recruter un grand nombre de jeunes femelles, ce qui permet au groupe matrilineaire de limiter l'effet de la compétition inter-groupes.

Cette hypothèse est-elle applicable au groupe matrilineaire de la forêt d'Arc-en-Barrois ?

Si oui, il faudrait que les trois constats suivants soient vérifiés (Gowaty & Lennartz 1985) :

- (1) que la sexe-ratio des femelles *yearlings* qui se reproduisent et se séparent soit biaisée en faveur des femelles,
- (2) que les jeunes femelles soient recrutées l'année suivante dans leur groupe natal,
- (3) qu'il existe une compétition inter-groupes et/ou que les jeunes femelles recrutées apportent des bénéfices ultérieurs.

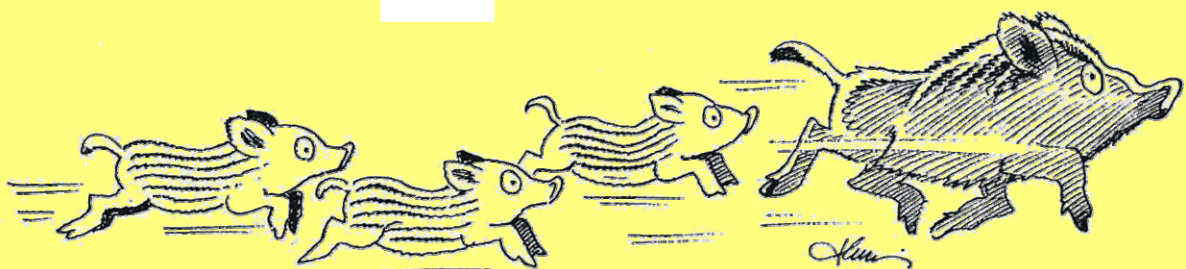
Le 1^{er} constat, bien que non étudié en détail ici, semble être vérifié, car dans les 4 groupes (avec une sexe-ratio connue) sur les 7 (Chapitre 2.3), où des femelles *yearlings* se sont dispersées et se sont reproduites, la sexe-ratio est fortement biaisée en direction des femelles (Femelle : 22 jeunes, Mâle : 12 jeunes ; $p = 0,03$). L'échantillonnage étant faible, il convient de rester prudent.

Les parties 1 et 3 de ce chapitre montrent que le 2^{ème} constat est vérifié.

Le chapitre 3 a permis de (in)valider le 3^{ème} constat, et donc, l'hypothèse LRE a été reprise en détail dans la discussion finale...

Chapitre III

La vie en groupe...



La vie en groupe existe, généralement, quand les bénéfices de la coopération excèdent les coûts qui peuvent en résulter (Pulliam & Caraco 1984, Krause & Ruxton 2002). Pour les mammifères, les bénéfices les plus importants qu'apporte la vie en groupe sont : (i) l'évitement et la défense par rapport aux prédateurs et, (ii) la coopération dans l'exploitation des ressources et dans l'élevage des jeunes (Clutton-Brock 2002). A l'inverse, le regroupement d'animaux favorise les infections parasitaires, l'interférence entre les individus dans l'acquisition des ressources et entraîne des coûts liés aux comportements de synchronisation (Ruckstuhl 1999).

Toutefois d'autres hypothèses, complémentaire ou alternative, ont été développées pour expliquer la vie en groupe (Emlen 1982, Carr & Macdonald 1986) :

- **l'hypothèse de la dispersion des ressources** (Carr & Macdonald 1986) propose que la richesse, c'est-à-dire la quantité et la qualité des ressources, et la dispersion spatio-temporelle de celles-ci, peut entraîner la formation passive et la maintenance de la vie en groupe, et ce, en absence de bénéfice direct. Bien que cette hypothèse conduisant à l'émergence de stratégies sociales semble adaptée à un grand nombre de carnivores (mais voir Baker et al. 1998, Revilla & Palomares 2002), elle a du mal à trouver écho dans d'autres taxa (Herrera & Macdonald 1989).

- **l'hypothèse des contraintes écologiques** (Emlen 1982, Revilla & Palomares 2002), développée initialement chez les oiseaux (Emlen 1982, Hatchwell & Kondeur 2000), postule que sous de fortes pressions environnementales (saturation de l'habitat et fort taux de mortalité, notamment), la dispersion des individus est réduite, voire non réalisable, les amenant alors à rester avec le ou leurs parent(s) (Mumme 1997). Cette dernière hypothèse semble particulièrement bien adaptée aux espèces pratiquant un élevage coopératif (Chapitre 1.4). En effet celui-ci résulte généralement, d'un retard ou d'une absence de dispersion des jeunes de leur unité natale (Solomon & French 1997). L'origine de ce retard ou de cette absence de dispersion est donc une étape importante pour comprendre l'évolution vers la coopération (Lucas et al. 1997, Sachs et al. 2004).

Les deux premiers chapitres ont montré (ou confirmé) que les sangliers, vivant en milieu forestier, avaient adopté des stratégies de vie en groupe. Ainsi, les groupes familiaux se caractérisent par le recouvrement d'individus, de plusieurs générations, génétiquement liés à une femelle matriarche. Un élevage coopératif facultatif est fréquemment observé, avec la possibilité pour les femelles de prodiguer des soins alloparentaux. Toutefois, une scission du groupe familial peut se produire, notamment si les femelles *yearlings* se reproduisent (Kaminski et al. 2005). De plus, une compétition intra-groupe, entre les femelles, affecte plusieurs paramètres liés à leur reproduction.

L'objectif de ce chapitre est de comprendre certaines causes ultimes et proximales pouvant expliquer la stratégie de vie en groupe des laies, de cette population forestière. Après avoir mis en évidence l'influence de la synchronisation des comportements reproducteurs (Chapitre 3.1), nécessaire à la mise en place d'un élevage coopératif, l'étude se focalise sur les conséquences de celui-ci (Chapitre 3.2). Les deux premières parties amènent à se poser la question de la valeur adaptative des comportements reproducteurs des femelles *yearlings* (Chapitre 3.3).

La fin du chapitre est centrée sur les relations pouvant exister entre les paramètres sociaux et le milieu environnant, à travers l'étude de l'occupation spatiale des familles (Chapitre 3.4).

I. Une histoire de synchronisation des activités... ?

Could asynchrony in parturition among females cause intra-group social segregation in wild boars?

Kaminski G., Brandt S., Baubet E., Baudoin C.
(Manuscrit 2 en révision)

ABSTRACT. To stay in a group, an individual must synchronize its activities in relation to other group members. However, individual synchronization of activities with other members entails compromising its own optimal time budget and therefore incurs a cost. All individual costs will be higher in social groups whose individuals differ by phenotypic or life history traits, and whose needs differ from groups made up solely of uni-trait individuals with nearly identical needs. Incompatibility between individual activity budgets leads to unstable groups and ultimately to segregation among individuals. We examined the synchrony of parturition, maternal traits, group size and social segregation in a wild boar population during a long-term study. The goal was to test the hypothesis that the participation of reproduction and the births synchronization influences social group stability among females. As it was predicted, parturition dates within the social group were usually synchronized between two females of the same age, but synchronization was lower among multi-age group. Furthermore, we observed that the less parturition activity was synchronized, the more the social group was split up, independently of age. These data suggest that, in addition to adaptation to environmental seasonally or predation, which are two factors that might explain the evolution of high birth synchrony in ungulates, a third factor should be considered: females synchronize birth to enhance and maintain social group stability. This social stability hypothesis of reproductive synchrony could help to explain the high degree of group stability exhibited by females in many ungulates.

Keywords: activity synchrony, group stability, parturition, ungulate, *Sus scrofa*.

Social groups exist generally when benefits of cooperation exceed costs of living in a group (Pulliam and Caraco 1984; Emlen 1991; Krause and Ruxton 2002). The most important benefits of cohesive grouping in mammals may be predator avoidance, acquisition of resources and cooperative rearing (Clutton-Brock 2002). In contrast, social cohesion encourages increased infections or parasites probability, interference, and costs of behavioral synchronization (Ruckstuhl 1999). Indeed, to subsist, a social group requires social and spatial coherence, and for this to occur, members need commonly to engage in the same activity (Conradt and Roper 2000). When an individual synchronizes its activities with those of other group members, its own optimal time budget could be compromised (Conradt and Roper 2000) and may involve for it a cost (Ruckstuhl 1999). This “activity synchronization” hypothesis (Conradt 1998; Ruckstuhl 1999) suggests that for groups with homogenous individuals (similar phenotypic traits [sex, age, size] or same life history traits [breeding success, social status]), behavioral synchronization is less costly than it could be for a group with heterogeneous members. In the latter case, because individuals exhibit different activity budgets, it could be costly, energy-wise, for them to remain in the same group. This characteristic could lead to social instability and to a possible segregation among individuals. Thus, groups with homogenous members could be more stable than groups with heterogeneous individuals. Recent studies on social ungulates have tested and validated this hypothesis, especially in groups with sexual-size dimorphism (Conradt 1998; Ruckstuhl 1999; Conradt and Roper 2000; Ruckstuhl and Festa-Bianchet 2001; see Ruckstuhl and Neuhaus 2002 for detailed reviews), groups without sexual dimorphism (Neuhaus and Ruckstuhl 2002), and according to reproductive status (Ruckstuhl and Neuhaus 2001).

Several studies on reproductive components (litter size, offspring sex ratio, age at first reproduction, senescence, maternal investment) and breeding cost (Clutton-Brock 1984; Jönsson 1997; Gaillard et al. 2000) in ungulates have been performed, but little interest in reproductive strategies involving behavior and social organization (Rutberg 1987; Schwede et al. 1993; Linnell and Andersen 1998). Reproductive synchrony has been defined as the tendency of individuals to carry out some part of the reproductive cycle at the same time as other group or population members (Ims 1990; Berger 1992). Synchrony of births among parturient females within a social group may be considered as a part of reproductive strategy (Wissel and Brandl 1988). A restricted birth period was often interpreted as an

adaptive trait (Ims 1990; Linnell and Andersen 1998; Langvatn et al. 2004). The benefits of synchronized parturitions in gregarious ungulate include: coordinating births with optimal forage availability (Rutberg 1987; Linnell and Andersen 1998; Post et al. 2003), functional anti-predation responses as “glutting predator”, “predator confusion” and group defense of neonates (Rutberg 1987; Ims 1990), optimizing social development by facilitating peer interactions and allomaternal care (Delcroix 1989). To our knowledge, the relationship between synchrony of births and group stability among female ungulates has never been studied.

In field conditions, we studied a forest population of wild boars (*Sus scrofa*), a polygynous ungulate species. Four main characteristics make this ungulate a good species for testing the hypothesis about synchrony and social stability. First, they lived usually in stable female groups of closely related animals, formed by the recruitment of young females (Mauget 1980, manuscript 1). Groups were thus constituted by several generations of females with different ages. Second, because a synchronization of births was observed in groups living in enclosed reserves (Mauget 1982; Delcroix et al. 1990), it is mostly probable that a similar process of synchrony could also be observed in a wild population. Third, conversely to other ungulates, the wild boar is not a ruminant, but an omnivore. Moreover, at our study site, wild boars have no natural predators. Thus the two selective strengths (predation and food availability) usually considered to explain parturition synchrony in ungulates (Rutberg 1987; Ims 1990) could not be easily applied to this species. Finally, females can produce only one litter per year, and yearling females can breed at 12 months of age (Mauget 1980).

The aim of the present study was to investigate breeding activity within social groups, in order to test whether participation in reproduction and synchronization of births influence females' group stability. As groups may have reproductive females of different ages, we predicted that parturition synchrony will be higher among same age-class individuals than among females of different ages (prediction 1). We also predicted that social group stability will be superior in groups with synchronization of parturitions than in groups with non-synchronized parturitions (prediction 2). Moreover, because social groups can have breeding or non-breeding females, we predicted that social group stability will be greater in groups with all females reproducing than in groups with some non-reproducing females (prediction 3).

METHODS

Site and population

We studied wild boars in the forest of Chateauvillain-Arc-en-Barrois (48°02'N, 4°55'E) in eastern France. The study site consists of an 11 000 ha. forest at an elevation ranging from 240 to 405 m. Climate is continental with relatively severe winters. Vegetation is essentially composed of thickets (*Carpinus betulus*) and open forest (*Quercus pedunculata* and *Fagus sylvatica*), and forms a spatially heterogeneous environment. Population density is 10-15 boars/100 ha., this level being intermediate compared with other studies in feral pigs (Gabor et al. 1999) but higher than average of wild boar European's populations (see Fernandez-Llario et al. 2003). Hunting occurs between November and early February.

This wild boar population has been actively monitored by capture-mark-recapture methods since 1980. Wild boars were captured in corral traps baited with maize. These traps allowed the capture of several animals simultaneously (Vassant and Brandt 1995). Captured animals were manipulated for a few minutes without anesthetic. Animals were weighed and tagged with Allflex plastic ear tags for visual identification at a distance. We also fitted 74 individuals (48 older females and 26 yearlings females) with special radio-collars (Jullien et al. 1990) weighing about 1.4% (0.7-3.0%) of the total body weight. We categorized females as piglets at their birth until the beginning of their second spring when they were about 12 months old, as yearling from 13 to 24 months; and as older over 24 months. We used ad libitum sampling methods (Altmann 1974) to record behavioral observations. Direct visual observations of individuals were conducted throughout the year, every 10-15 days. For each observation, data on group members and reproduction were collected. During the parturition season, females were followed more often to determine the week when they gave birth. Social group size was assessed each year in the middle of winter (end February) before the parturition period. Each radio-collared animal was located, during the daytime at the resting place with an average of three times per week throughout the year. The protocol was approved by the French agricultural and forest administration (Article R 224-14).

Determination of birth date

We monitored reproduction in one to five social groups each year, during 12 years (1990-2002). We determined, from birth records, the strength to which each female was reproductively synchronous with other social group females. For each social group, and female, birth synchrony was calculated using the group-wide birth synchrony measure (Berger 1992; Thompson 1995): birth synchrony is the value of the number of days between a given female's day of parturition and the first birth occurring within the group. For each social group, the number of reproductive females was low (about 2 to 4), so we choose the first birth and not the median birth for calculating birth synchrony. Birth dates were determined either by direct observation in the nest, by monitoring behavior of radio-collared females, or by back-calculating along the linear growth rate regression (Pepin et al. 1987; Gaillard et al. 1992a) to the mean birth weight, at first piglets capture (Mauget 1980; Baubet et al. 1994). In this later case, litter birth dates were calculated based on the average piglet's weight and we utilized as growth rate 115 g per day (Gaillard et al. 1992a). These three estimates have not the same accuracy, so we choose to assess date of parturition within a range of 15 days. As Delcroix (1989) found in a semi-natural reserve that parturitions were synchronized on a period of 4-5 days within a social group, we considered that two parturitions were synchronous when the number of days between a given female's day of parturition and the first birth within her group was inferior to 15. Otherwise, parturitions were recorded as asynchronous, and we measured the date difference by the number of fortnights between the two births. For testing prediction 1, we considered three distinctive classes of comparisons within each social group: *older/older*, *older/yearling* and *yearling/yearling*. Parturition dates were obtained for 112 litters, of which 84 correspond to older females and 28 to *yearling* females.

Social stability and reproductive status

Social groups were composed by closely related females, which lived together generally during several years. Nevertheless, it occurred that some females leaved their related females during one year, but the following year they joined again their kin group (Chapitre 2.2). To determine if a social group was stable (female living together) or not (social segregation), social stability was assessed by visual observation and by radio telemetry location of the different females. Social stability was recorded between the period of the first parturition inside the social group and the beginning of the rut season. This period elapsed from March to October (6.9 ± 1.5 months, $n=37$ groups). During this period, social groups were categorized as "unstable" when at least one female was never or rarely seen or located with related females. "Rarely seen or located" corresponds to females observed less than 20% of the total number of records inside their social group during this period ; visual observations were on average 15 ± 10 per group ($n=37$) and thus, less than 20% was significantly different than random distribution predicted by a binomial test (Siegel and Castellan 1988), and telemetry locations were on average 78 ± 24 per group ($n=25$ groups with at least two radio-collars). The social group was noted as "stable" in others situations. For each social group ($n=37$), social segregation was analyzed according to age (3 classes of comparisons), to parturition date synchrony (prediction 2) and to female reproductive status (reproductive or not) (prediction 3). When there was no evidence of reproduction or when females were never seen with piglets, the reproductive status of these females was listed as "non-reproductive". In the other cases, when breeding was observed, the reproductive status of females was listed as "reproductive". Because breeding prevalence in older females was very high (Mauget 1980), when at least one older female inside the social group was non-reproductive (and so, it was atypical), we considered this group as non-breeding. However, as likelihood of reproducing in *yearling* females was weak (Briedermann 1971), groups with *yearlings* were named non-breeding when none reproduction was achieved.

Data analysis

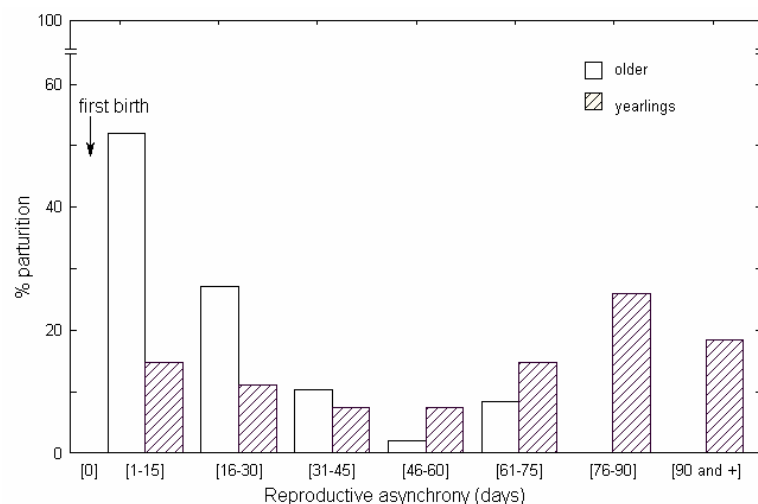
We tested, differences in group-wide birth synchrony according to age classes (prediction 1), by comparing the distribution with a Kolmogorov-Smirnov 2-sample test (Siegel and Castellan 1988; Linnell and Andersen 1998). For each social group, relationship between social segregation and reproductive status (prediction 3) were analyzed by Fisher's exact test. We used multiple logistic regression models to assess the effects of synchrony of birth and group size (number of older and *yearling* females) on social stability (prediction 2). Before performing analyses, we checked for potential problems of collinearity. We found that most correlations among independent variables were weak (less than 0.30) and not significant. An intrinsic problem to long-term studies of wild populations is the double-counting of breeding data of the same females from different years. Here, 23 females

made 54 reproductive attempts. Because the females for which we had at least two replicates had different parturition dates, litter sizes, ages, and lived in different groups in the two years of sampling (and therefore showed very different social behavior and maternal care), we pooled data among years (Andersen et al. 2000). We used the backward stepwise procedure with the log likelihood ratio tests and a logit link function. Statistical analyses were performed using Statistica 6.1 and for exact tests by StatXact 3.1. Means are followed by standard errors (SE) and all probabilities are two-tailed.

RESULTS

Birth synchrony. In older females, group-wide birth synchrony between two individuals ($n=47$ pairs) lasted about 75 days (Figure 35), and in *yearlings*, the group-wide birth synchrony ($n=15$ pairs) was shorter and lasted about 45 days. For each age class, more than half of the parturitions were synchronized with the first birth within the group, and 90% of parturitions took place within 45 days. The distributions of older and *yearling* female group-wide birth synchrony were not different ($Kd=0.146$, $P=0.554$). In mixed-age groups ($n=27$ pairs), older females always had the earliest parturition. Group-wide birth synchrony recorded for *yearling* females according to the first older birth lasted over 90 days (Figure 35). As expected, distribution of this group-wide birth synchrony was different than the distribution for older ($Kd=0.563$, $P=0.0001$). The *yearling* distribution was very large (Figure 35), with a first small parturition peak (25% of breeding) in the month after the first older birth. The second parturition peak (about 60% of breeding) was observed from 60 until 90 days.

Figure 35. Percentage of litters, born by older mothers and *yearling* mothers inside a social group, each fortnight during the parturition season. Date corresponds to the number of days after the first birth (always carry out by older female) inside a social group.



Social stability among older females. Social stability among older females was based on the study of 29 social groups. Each group had on average 2.9 ± 1 older females (ranging from 2 to 6 females). Parturition rate averaged 93% ($n=84$ older females), and for each social group the breeding contribution of older females ranged from 50% to 100%. The breeding contribution of all older females inside a group affected their stability (Tableau 30). In the non-breeding groups ($n=6$ groups), social stability among older females was only observed in one social group (17%). The complete model of multiple logistic regressions satisfactorily fit the data on social stability ($\chi^2=33.22$, $P=0.0001$, $n=48$). This model explained 60% of the variations on social stability inside the group, but the effects of parturition synchrony ($\chi^2=6.79$, $P=0.009$) were more important than were group size factors ($\chi^2=3.67$, $P=0.055$ for the number of older females and $\chi^2=3.43$, $P=0.064$ for the number of *yearling* females). The final model (*i.e.* without the group size factors which were marginally significant) where only the parturition synchrony was significant ($\chi^2=25.19$, $P=0.0001$, $n=48$) still explained 45% of the variation on social stability. The effects of parturition synchrony were negative (Figure 36a) and reflected a decrease of social stability with each stage of asynchrony.

Social stability among older and yearling females. In the mixed-age groups ($n=30$), we followed 71 older and 76 *yearling* females. For these groups, the number of older females ranged from 1 to 6 (2.2 ± 1.1) and the number of *yearling* females ranged from 1 to 7 (2.5 ± 1.4). We observed 15 groups with at least one reproductive *yearling*. Overall, 32% of the *yearling* females bred and the percentage for these groups of reproductive *yearlings* ranged from 25 to 100 (mean 73%). The breeding participation of at least one *yearling* female inside a group influenced its stability ($P=0.035$; [Tableau 30](#)). Indeed, in the non-breeding group ($n=15$), social stability was observed in 94% of the time, and when *yearling*(s) reproduced, social stability averaged 56% ([Tableau 30](#)).

Tableau 30. Social stability (in percentage) inside social groups, according to female age class and reproductive status. For each age class, n indicates the number of social groups investigated.

| Age class | n | Social stability | | P^a |
|-----------------------------------|----|------------------|---------------|-------|
| | | with breed | with no breed | |
| Older / Older | 29 | 73, 9 | 16, 7 | 0,017 |
| Older / <i>Yearling</i> | 30 | 56,3 | 95,7 | 0,035 |
| <i>Yearling</i> / <i>Yearling</i> | 21 | 82 | 100 | 0,476 |

^a P values refer to Fisher's exact test.

The complete model of multiple logistic regression was suitable ($\chi^2=26.23$, $P=0.0001$) and explained 69% of the variation on social stability among older and *yearling* females. Although both effects were negatively influenced social stability, only parturition synchrony was significant ($\chi^2=4.38$, $P=0.036$ for parturition synchrony and $\chi^2=2.21$, $P=0.137$ for the number of older). Thus, the final model only takes into account parturition synchrony's influence on social stability ($\chi^2=23.36$, $P=0.0001$; [Figure 36b](#)). This model still explained 60% of the variations of social stability among older and *yearling* females.

Social stability among yearling females. Social stability among *yearling* females was based on 21 social groups ([Tableau 32](#)). Each group had on average 3.05 ± 1.36 *yearling* females (ranging from 2 to 7). Reproduction by *yearling* females was observed in 11 social groups, but only in 6 groups did all *yearling* females breed, while 5 others included at least one female that did not breed. For the first set of social groups, social stability was lower than in those with both breeding and non-breeding females (all breeding: 83%; other: 100%). In the non-breeding groups ($n=10$), social stability always existed among *yearling* females. Therefore, our result did not permit to show that the breeding participation of at least one *yearling* female inside a group influenced the stability among *yearling* females ([Tableau 30](#)).

DISCUSSION

In this study we compared synchrony of parturition, mother characteristics (reproduction, age), group size, and social segregation in wild boar social groups. We tested the hypothesis that the participation of reproduction and synchronization of births influence females' social group stability. As expected in prediction 1, parturition dates within the social groups were usually synchronized between two same age females.

The degree of synchrony was high, with 80% born within 30 days between two older females and within 15 days between two *yearling* females. The trend of a short birth season lasting 2-4 weeks is common among ungulate populations ([Guinness et al. 1978](#); [Festa-Bianchet 1988](#); [Gaillard et al. 1993b](#); [Linnell and Andersen 1998](#); [Côté and Festa-Bianchet 2001c](#)) and inside ungulate groups ([Iason and Guinness 1985](#)). The high degree of synchronization of births within a group suggests a possible synchronization of the onset of cyclic activity after the anoestrous period ([Mauget 1982](#)) and a conception synchrony among same age females. Delcroix (1989) suggested that an important factor that synchronizes oestrus inside wild boar groups, was the great level of association among females, as in red deer ([Iason and Guinness 1985](#)). Indeed, when the first oestrus occurs inside the group, it could induce just after the coming back of the reproductive cycle of other females ([Delcroix 1989](#), [Mauget](#), pers. comm). Such behavior dragged synchronous parturition among same-age female and may lead to cooperative breeding and all the ensuing benefits ([Clutton-Brock 2002](#)). The few cases of parturition asynchrony among same-age females could be caused merely by individual characteristic differences. Indeed, female ungulates in poor condition tend to give birth later than others ([Verme 1989](#); [Berger 1992](#)).

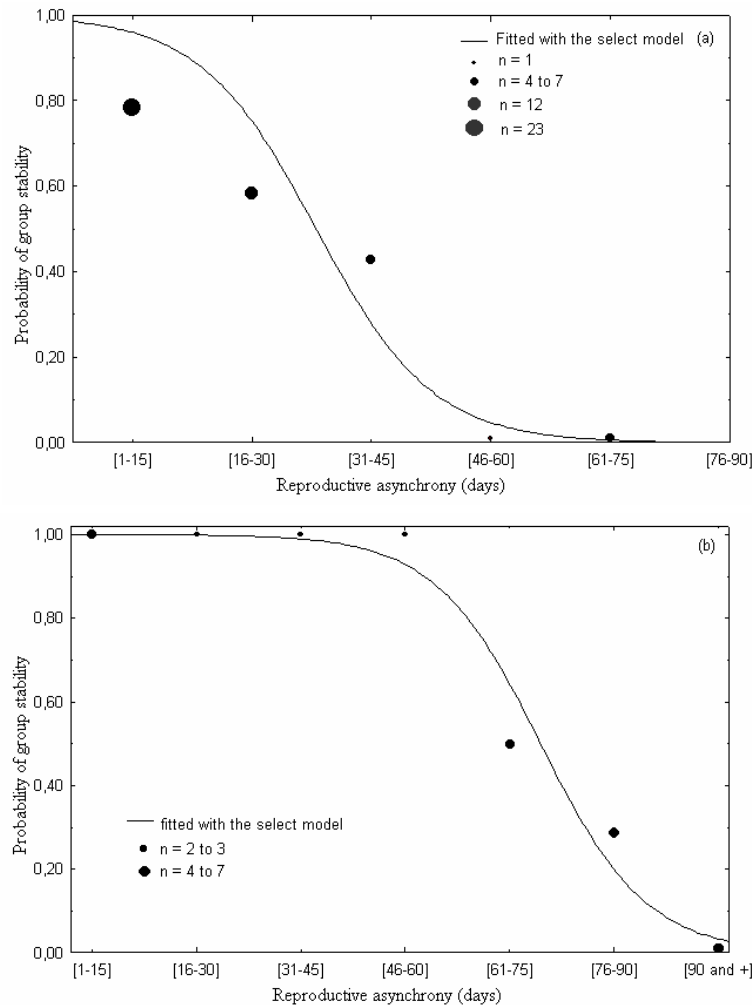


Figure 36. Relationships between the probability of group stability and reproductive asynchrony for (a) older females and (b) *yearling* females. Solid line: curve predicted by logistic regression. Points (of different size according to the sample size) indicate the average group stability probabilities for each class of fortnight.

Low condition female in rut period, due to prolonged investment in current-year offspring as in domestic sow (Valros 2003) or/and weakened by parasites (Berger and Cain 1999), may lower her ability to ovulate sufficiently early to synchronize her oestrus and ultimately to synchronize her parturition activity with other females. However, as expected and predicted by the activity synchronization hypothesis (Conradt and Roper 2000) our results revealed equally a lower synchronization among mixed-age group members than among same-age group members. In fact, in group with both older and *yearling* breeding females, the earliest parturition was always by older, and over 60% of reproductive *yearlings* gave birth 2 months after the dates of older parturitions. In ungulates, the effects of maternal age on parturition dates vary among species, and there is no common pattern. As in our study, primiparous females have been described as tending to give birth later than multiparous females in several other species like red deer, bighorn sheep, white-tailed deer and mouflon (Guinness et al. 1978; Festa-Bianchet 1988; Verme 1989; Bon et al. 1993). Nevertheless, in some other ungulate species, parturition dates tend to be independent of mother's age, as in bison, roe deer, and mountain goats (Green and Rothstein 1991; Linnell and Andersen 1998; Côté and Festa-Bianchet 2001c). However, for wild boars we suggest that parturition was not an activity synchronized in mixed-age groups because *yearling* females were likely unable to reproduce in the same period as older females. To reach sexual maturity, *yearling* females need to pass an age and a weight thresholds (Mauget 1980; Gaillard et al. 1993a). In this population only 32% of *yearlings* reproduced (manuscrit 1), and only 25% of reproductive *yearlings* were able to synchronize their parturition with older females. Other *yearling* females could reach sexual maturity later and hence they

lacked the necessary ability to ovulate sufficiently early to synchronize their parturition activity with older females. This may indeed provide a mechanistic explanation for the observed pattern of lower synchrony rates among mixed-age group members and not among same-age females.

The second prediction, that a lower synchronization of parturition among group members leads to social segregation and affects group stability, was supported by our results. The less parturition activity was synchronized, the more social groups split up, independently of female age. During the final stages of pregnancy, parturition and early lactation, the social behavior of wild boar mothers changes drastically (Gundlach 1968) and causes social individual isolation from conspecifics (Mauget 1980). This pre- and post-partum isolation lasts several weeks, after which females can nurse together (Mauget 1980; Delcroix 1989). Our results indicate that female that reproduced later than other females, did not join the initial social group, and was “marginalized” (Delcroix 1989), but we were unable to clarify how, within a given social group, female segregation was going on (active or passive mechanisms via other females). However, we suggest that for females, which reproduce later, returning into the social group could be difficult, energy-wise, for her or/and for other females because these two individual classes had probably not the same optimal budget time. Indeed, several studies in boar (Cousse 1994; Cousse et al. 1995) showed that optimal allocation of time for nursing activities is not the same as for others non reproductive females or females with piglets older than 2-months. So, to join the social group, females need to compromise their own activity budget in order to match the behavior of other females within the social group. We suggest that the cost of this compromise could influence individual's decisions to remain or not within the social group (Conradt and Roper 2003). Our models (Figure 36) on the relationships governing social stability and the differences in parturition dates lead to support this hypothesis. Nevertheless, it was surprising that the beginning of social segregation within a group depended not solely on parturition dates, but also on mothers' ages. On one hand, in the older female groups, when all parturition activities were synchronized, groups were almost always stable. On the other hand, social segregation was virtually complete if a female gave birth 45 days or more after the others. However, in the mixed-age group, the beginning of social segregation occurred later. When a *yearling* gave birth two months after older, social stability was indeed still occurring in 90% of the time. In fact, social segregation within mixed-age group started only when *yearling* females gave birth three months after older females; corresponding for the older females to the beginning of weaning period. We suggest two assumptions for explaining differences in social segregation according to age: Firstly, because parturition asynchrony was unusual for older females (Mauget 1980; this study), females that reproduced later than other females, should be in a lower condition. As these older females did not had the same optimal budget time (Cousse 1994), cooperative nursing could not provide sufficiently benefits, and social group split up. Secondly, in the mixed-age groups, parous *yearling* females lack of maternal experience. The benefits of “shared nursing” among related females and with experienced older females, and the benefits of group living, could exceed, for these *yearling* females, the cost of their delayed-parturition.

The third prediction, that reproductive status influences intra-group social segregation, was also supported by results. Nevertheless, the effects of reproductive status were the opposite according to female age (Tableau 30). When an older female did not reproduce, social groups split up, and these females lived alone or with their non-parturient *yearling* daughters. Because older female's prevalence of breeding was very high, it was atypical for an older female not to reproduce. Like reasons explaining the scarce asynchrony of parturition among older females, we suggest that barren older females were in lower condition and because their optimal budget time was different than those of lactating females (Cousse 1994), social group break up. Conversely, when at least one *yearling* female bred, social groups were highly likely to split up (probably because *yearling* female gave birth later), and when all *yearling* females were non-breeders, social stability among themselves and with older females was absolute. *Yearling* females that did not breed were common because they likely did not reached sexual maturity and possibly still benefited from maternal investments inside their natal group (Kaminski et al, unpublished data), as other ungulates (Green et al. 1989; L'Heureux et al. 1995). Moreover, when they remained inside their social group, they may have gained direct and indirect benefits by helping a close relative (mother or aunt) to rear young: direct benefits by gaining mother experience (“learning to mother”) that will improve their ability to raise their own piglets the subsequent years, and indirect benefits via “inclusive fitness”. Although the optimal activity budgets of parturient older females and non-parturient *yearlings* were different (Cousse 1994), costs that *yearlings* incurred in remaining with older females were likely to be lower than the benefits of staying with them.

Although the assumption of optimal environmental seasonally could not be excluded for explaining high synchronous parturitions inside wild boar social groups, we proposed a complementary hypothesis. Namely, a female synchronizing her breeding activity with other group members in order



to match her own activity budget with that of the group. The costs of activity synchronization among all group members could then be low, and this could promote social group stability. Synchronous reproduction could therefore help to explain the high degree of group stability exhibited by wild boar kin females and, more generally, by many social ungulates. Obviously, more theoretical and field works are needed to evaluate this social stability hypothesis on reproductive synchrony, in particular in populations with different habitats, densities, and levels of predation.

Acknowledgements

This study was supported financially and logistically by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). G. Kaminski was supported by a doctoral fellowship from the ONCFS. We thank J-M. Jullien, J. Vassant, the "Federation des chasseurs de Haute Marne", all students and volunteers for their help in the field. We would like to thank S. Focardi; F. Klein and R. Mauget for discussion and F.S. Dobson, P. Gouat and C. Toïgo for their comments on a previous draft of the manuscript

II. Des petits qui croissent...

D'après le concept évolutif des traits d'histoire de vie, la sélection naturelle maximise la valeur adaptative des individus reproducteurs (Stearns 1992). Pour maximiser leur *fitness*, les parents ajustent leurs dépenses, dans les soins parentaux à leur progéniture, en fonction des variations, dans les bénéfices et les coûts, qui en résultent (Winkler 1987).

Pour les espèces itéropares, les soins parentaux sont également dépendants du compromis entre les investissements dans une reproduction présente et future. Ainsi l'effort de reproduction, à un certain moment, diminue la valeur reproductive résiduelle, c'est-à-dire les ressources disponibles nécessaires aux épisodes reproductifs futurs. Au cours de la durée de vie d'un individu, son succès reproducteur ou LRS peut être divisé en deux composantes :

- (i) la survie et la reproduction future des individus issus de sa progéniture (*i.e.* la *fitness* des jeunes) et,
- (ii) le nombre d'individus issus des futurs épisodes reproductifs.

La *fitness* des jeunes dérive des dépenses parentales (*sensu* Evans 1990, Cadre 6), *i.e.* de l'ensemble des soins parentaux (Cadre 6) et des ressources allouées aux jeunes, au cours d'un événement reproducteur particulier. Les facteurs environnementaux peuvent également influencer les effets des dépenses parentales sur la *fitness* des jeunes (McAdam & Boutin 2003). Chez les mammifères, la relation entre les dépenses parentales et les variations environnementales sur la croissance pré- et postnatale des jeunes a fait, et fait, l'objet d'une multitude de travaux (Clutton-Brock 1988, Lunn et al. 1993). La croissance pré- et post-natale influence fortement la survie (Clutton-Brock et al. 1987), la taille adulte (Festa-Bianchet et al. 1996), mais également la capacité d'effectuer et de réussir un épisode reproductif (Stearns 1992, Lunn et al. 1993, Chapitre 2.4).

Cadre 6 : Concepts relatifs aux comportements parentaux (Evans 1990, Clutton-Brock 1991 ; ici adaptés de Réale 1997).

- Soins parentaux (*parental care*)

Tout comportement parental d'un individu qui peut accroître la valeur adaptative de sa progéniture. Terme descriptif qui n'implique aucun coût énergétique ou de *fitness*. Dans son sens large et pour les sangliers, les soins parentaux regroupent la construction du nid de mise-bas, la production de marcassins de grande taille, la protection des jeunes, l'approvisionnement des jeunes avant ou après la parturition, les relations mère-filles post-sevrage....

- Dépenses parentales (*parental expenditure* ou *parental input*, *sensu* Evans 1990)

La dépense de ressources parentales (temps et énergie) allouée pour les soins d'un ou de plusieurs jeunes.

- Investissement parental (*parental investment*)

Le degré avec lequel les soins alloués à un jeune réduisent la Valeur Reproductive Résiduelle du parent.

Toute caractéristique ou comportement du parent qui accroît la valeur adaptative de son jeune aux dépens de sa valeur adaptative, incluant tous les coûts impliqués par les soins parentaux sur le succès d'appariement futur, la fécondité ou encore la survie du parent...à cela, il faut inclure les coûts liés à la diminution de la valeur adaptative de ses autres descendants, ou à la réduction des capacités du parent d'accroître, par des comportements "népotistes", la valeur adaptative d'autres apparentés.



Pour les espèces polytoques, la mère doit également, en plus des remarques précédentes, ajuster les soins maternels prodigués à l'ensemble des jeunes de la portée. Cependant il est fréquent d'observer, pour une même portée, un investissement différentiel de la mère, dirigé vers certains jeunes.

Chez les mammifères, le biais est généralement lié aux sexes des jeunes (voir pour les différentes théories chez les espèces mono- ou poly-toques: Trivers & Willard 1973, Williams 1979, Clark 1978, Maynard Smith 1980, mais voir également Byers & Moodie 1990 et pour des synthèses Frank 1990, Cameron 2004, Sheldon & West 2004), mais des divergences d'opinions sur les mécanismes, sur les pressions de sélection et sur la capacité des femelles à prodiguer des IP différentiels, sont nombreuses (Festa-Bianchet 1996, Cameron 2004, Sheldon & West 2004, et chez *S. scrofa*, Meikle et al. 1993 ; 1997 ; 1998, Mendl et al. 1995 ; 1997 ; 1998 ; Fernandez-Llario 1999, Gorecki 2003). Aussi, pour les mammifères polytoques, l'étude des soins maternels est un phénomène très complexe et sort complètement du cadre de cette thèse.

Toutefois, le sanglier est un modèle d'étude assez exceptionnel chez les ongulés (comme certains autres suiformes : phacochères et pécaries notamment), car en plus d'être une espèce polytoque, l'élevage coopératif est facultatif (Chapitre 1.4) et les comportementaux alloparentaux (Chapitre 1.4) sont fréquents. Ces caractéristiques compliquent fortement l'analyse de l'IP prénatal (Chapitre 2.4) et probablement de l'IP postnatal des femelles. L'IP postnatal s'estime généralement en tenant compte de la survie et du taux de croissance des jeunes.

La croissance postnatale des marcassins, en milieu naturel, a fait l'objet d'un nombre assez restreint d'études (Pepin et al. 1987 ; Spitz et al. 1990 ; ainsi que dans la population d'Arc-en-Barrois Gaillard et al. 1992a, Servanty 2003, Germain 2004), en raison des problèmes logistiques qu'impliquent la capture, le marquage et la recapture régulière des jeunes. Il ressort que le taux de croissance est linéaire durant la première année de vie, et varie en fonction des années. Servanty (2003) indique également que le taux de croissance :

- fluctue avec les disponibilités alimentaires, bien que la part de variabilité qu'explique ce facteur, sur la croissance des jeunes, est assez faible.
- sur l'ensemble de la population d'Arc-en-Barrois n'est pas dépendant du sexe des marcassins (Gaillard et al. 1992a), ce qui n'exclut pas, pour une même portée, un IP différentiel entre les sexes.

Dans une étude préliminaire, Germain (2004) analyse l'effet maternel sur la croissance des jeunes. Cet auteur montre que le taux de croissance des jeunes est dépendant de l'âge de la mère et que, pour une même portée, celui-ci n'est pas influencé par le sexe des jeunes. Bien que des comportements alloparentaux (Delcroix 1989) et d'élevage coopératif (Chapitre 1) existent chez cette espèce, les conséquences de ces comportements, sur la *fitness* des individus, ne sont pas connues. Pour les individus qui adoptent ces stratégies, de tels comportements devraient être bénéfiques pour les femelles et/ou pour leur progéniture, à l'instar des autres mammifères pratiquant l'élevage coopératif (Solomon & French 1997).

L'objectif de cette partie est d'analyser l'IP des femelles en fonction des facteurs sociaux. Ainsi, l'effet des paramètres démographiques du groupe sur le taux de croissance des jeunes a été étudié, ce qui a permis de savoir si la taille des groupes influence le taux de croissance des marçassins.

Bien que les comportements alloparentaux et l'élevage coopératif soient des stratégies facultatifs chez les individus de cette population ([Chapitre 1](#)), la taille des groupes devrait influencer l'IP des femelles et pour être plus précis, devrait augmenter le taux de croissance des marçassins (**prédiction 1**).

II. 1 METHODES

Les jeunes ont un taux de croissance (TC) journalier linéaire durant la première année de vie ([Pepin et al. 1987](#), [Gaillard et al. 1992a](#)). Ainsi, l'estimation du TC est calculée à partir de la différence de poids entre deux captures successives divisée par l'intervalle de temps séparant celles-ci.

Cependant Servanty ([2003](#)) montre que :

(i) l'intervalle entre deux captures doit être d'un minimum de 14 jours, pour s'affranchir des désagréments liés aux captures et éviter de prendre en compte les pertes potentielles de poids qui peuvent en résulter ;

(ii) des effets très significatifs de l'année et de l'intervalle entre deux captures existent.

Cet auteur indique également que la part de variabilité expliquée par l'effet de l'année, sur le TC est significativement plus grande que celle expliquée par l'effet des ressources alimentaires. Aussi, dans la suite de l'analyse, seul l'effet de l'année sera donc considéré.

Une régression linéaire simple entre le taux de croissance et l'intervalle de temps séparant les deux captures a indiqué une corrélation fortement positive ($r = 0,42$; $F_{1,121} = 25,98$; $p < 0,001$) entre ces variables. Les résidus standardisés obtenus suite à cette régression ont donc été utilisés pour définir la nouvelle variable du TC. Au final 123 jeunes appartenant à 13 groupes familiaux différents ont été considérés pour l'analyse.

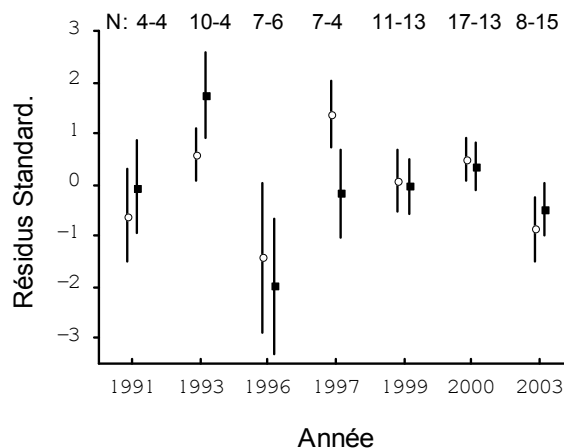
Les facteurs susceptibles d'influencer le TC des jeunes ont été analysés à partir de modèles généraux de régression. Le modèle global est constitué de six effets simples : l'année (7 modalités), l'âge de la mère (2 modalités), le sexe des jeunes (2 modalités) et de trois covariables, le nombre de femelles *yearlings*, le nombre de femelles adultes dans le groupe, le poids des jeunes à la première capture et de trois interactions doubles : année*sexe, âge*sexe et No. de femelles *yearlings** No. de femelles adultes. En raison de cette dernière interaction, les variables nombre de femelles ont été préalablement centrées ([Aiken & West 1991](#)). La sélection du modèle final est faite par une procédure descendante. Pour déterminer les différences significatives entre les modalités des effets sélectionnés, des tests de comparaisons multiples (Test de Scheffé) ont été appliqués.

II. 2 RESULTATS

Le taux de croissance des jeunes (estimé à partir des résidus entre le gain de poids journalier par l'intervalle de temps séparant les deux captures) varie en fonction de l'année et du nombre de femelles *yearlings* dans le groupe ([Tableau 31](#)). Les interactions entre, d'une part, l'année et le sexe

des jeunes et, d'autre part, le nombre de femelles adultes et le nombre de femelles *yearlings* dans le groupe influencent également le TC.

Figure 37 : Variation du taux de croissance des jeunes (Residus standard.) en fonction de l'année et du sexe des jeunes (ronds vides : mâles ; carrés pleins : femelles). *Changes in the estimated of young's growth rate (mean \pm CI) according to year and sex (rond: males; rond solid: females).*



Les effets simples du sexe et du nombre d'adultes dans le groupe sur le TC des jeunes ne sont pas significatifs, tout comme l'âge de la mère ($p = 0,273$) et le poids à la 1^{ère} capture ($p = 0,238$). L'interaction entre le sexe et l'année, représentée graphiquement **Figure 37**, indique :

- trois années où les femelles ont un TC supérieur aux mâles ;
- quatre années où le phénomène s'inverse.

Toutefois, il est intéressant de souligner que les individus des années 1991, 1993 et 1997 appartiennent tous chacun à un même groupe familial, issu respectivement des familles 4, 17 et 15. Les tests post-hoc de cette interaction indiquent seulement 4 différences significatives à 5%.

Tableau 31 : GRM pour expliquer le taux de croissance des jeunes en fonction de l'année (7 modalités), du sexe des jeunes, de l'âge de la mère (2 modalités), du poids des jeunes à la première capture, du nombre de femelles adultes et du nombre de femelles *yearlings* dans le groupe. *GRM for explaining the young growth rate according to year, sex, mother's age, young's weight at the first capture and based on groups' demographic parameters.*

| Variable | Pente (b) | p | r partiel |
|---|--|--------------------|-----------|
| Tx Crois. = Année + Adul. + Yearl. + Sexe + Âge + Sexe* Âge + Sexe* Année + Adul*Yearl. + Pds 1 | | | |
| Taux de Croissance | $R^2 = 0,34$; $F_{16,106} = 4,92$; $p < 0,001$ | | |
| Effet retenu | | | |
| Année | | < 0,0001 | |
| Sexe | | 0,83 | |
| Adul. | | 0,82 | |
| Yearl. | 0,249 | 0,037 | 0,20 |
| Adul.*Yearl. | 0,569 | 0,002 | 0,28 |
| Année* Sexe | | 0,007 | |
| Effet non sélectionné | | 0,29 > p > 0,23 | |

Plus le nombre de femelles *yearlings* augmente et plus le TC des jeunes s'élève. Cependant l'effet du nombre de femelles *yearlings*, sur le TC des jeunes, est dépendant du nombre de femelles adultes dans le groupe, comme le montre graphiquement la **Figure 38**.

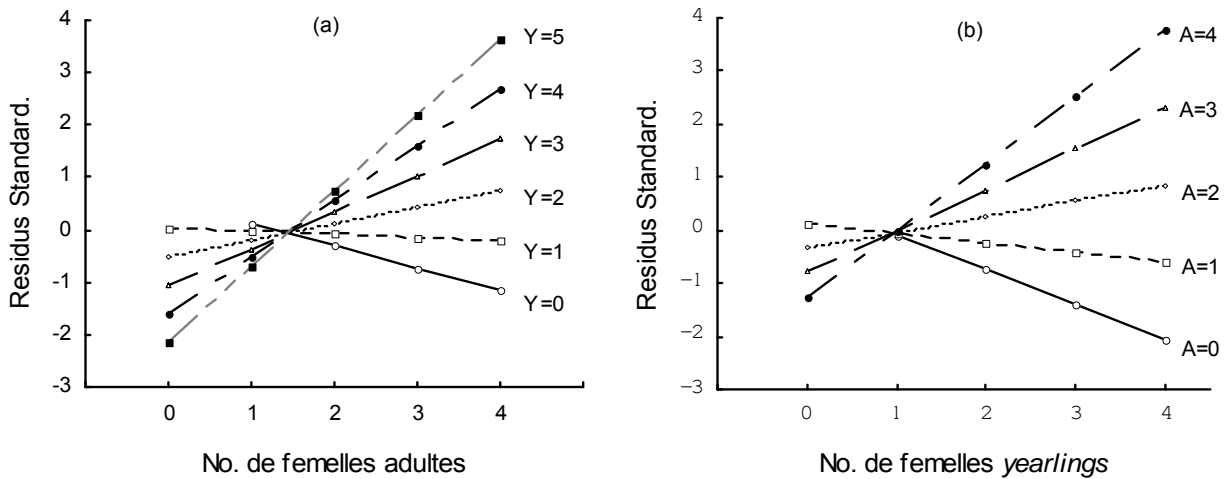


Figure 38 : Variation du taux de croissance des jeunes (Residus standard.) en fonction de l'interaction entre le nombre de femelles Adultes (A) et le nombre de femelles Yearlings (Y) présents dans le groupe. (a) nombre de femelles adultes et valeurs conditionnelles des femelles yearlings; (b) nombre de femelles yearlings et valeurs conditionnelles de femelles adultes. *Changes in the estimated of young's growth rate according to the interaction between the number of adults (A) and yearlings (Y) females within group. (a) Number of adult females and conditionals values of yearling females; (b) Number of yearling females and conditionals values of adult females.*

Le TC des jeunes est plus important dans les groupes constitués d'au moins deux femelles appartenant au deux classes d'âges (Figure 38a et b), que dans les formations composées de seulement une femelle d'une classe d'âge donnée.

II. 3 DISCUSSION

L'objectif de cette partie a été d'étudier l'influence des facteurs démographiques du groupe sur le taux de croissance des jeunes. Globalement l'analyse a confirmé que le TC des jeunes varie fortement entre les années mais elle a également montré que le TC des jeunes est dépendant de l'organisation sociale du groupe. Ainsi, les résultats obtenus sur le TC des jeunes étayent deux idées importantes :

(i) à l'instar des études populationnelles déjà effectuées sur le TC des jeunes en forêt d'Arc-en-Barrois (Gaillard et al. 1992a ; Servanty 2003), les résultats n'ont pas montré d'effet concluant d'un TC différentiel entre les sexes dans la première année de vie. Cependant, en plus de l'effet années déjà constaté par Gaillard et al. (1992) et Servanty (2003), les résultats ont montré, contrairement aux auteurs précédents, un effet de l'interaction entre l'année et le sexe. Ainsi, comme chez d'autres mammifères polygynes et sexuellement dimorphiques, **le TC des jeunes serait affecté différemment, en fonction de leur sexe, aux variations annuelles** (Clutton-Brock et al. 1985 ; Lindström 1999). La différence entre ces résultats et ceux des auteurs précédents pourrait s'expliquer de deux manières :

- la période et la durée d'étude prises en compte ne sont pas les mêmes [Gaillard et al. : 7 années (de 1983-1989), Servanty : 14 années (1983-2003), ici : 7 années (1991-2003)],



- l'analyse du TC des jeunes n'est pas mesurée de la même façon, puisque ici la variable testée correspond aux résidus entre le TC et l'intervalle entre les deux dates de capture. Au vue des résultats de l'étude de Servanty (2003, Tableau 3.2, p : 24) obtenus sur la période globale, il est probable qu'en utilisant la même variable, que celle utilisée ici pour l'analyse, l'effet de l'interaction entre l'année et le sexe soit validé...

Enfin, bien que l'âge de la mère, en facteur seul, soit significatif dans l'étude de Germain (2004), les résultats recueillis ici n'ont pas montré la même tendance. De plus, en raison du patron linéaire du TC, il apparaît logique qu'il ne dépende pas, également, du poids à la première capture.

(ii) Le taux de croissance des marcassins dépend du nombre de femelles *yearlings* dans le groupe : plus celles-ci sont nombreuses et plus la croissance des jeunes augmente.

Aussi, d'après ce résultat et ceux obtenus au Chapitre 2.4, il apparaît que, pour les femelles adultes, recruter des femelles *yearlings* dans le groupe matriarcal permet d'augmenter, dans certains cas (en fonction du nombre et de l'âge des femelles adultes), le nombre de jeunes par femelles et le taux de croissance. En d'autres mots, les femelles adultes qui recrutent des *yearlings* augmentent leur *fitness* directe.

Toutefois comme indiqué au Chapitre 2.3 et confirmé au Chapitre 3.1, en cas de reproduction des femelles *yearlings*, celles-ci ont une forte tendance à quitter le groupe matriarcal, par suite de non synchronisation des mises-bas. Ainsi, les femelles qui restent dans le groupe sont celles qui ne se reproduisent pas.

Peut-on considérer les femelles *yearlings* comme des aides pour les femelles adultes ? Ce comportement est-il bénéfique pour les femelles ?

- **Pour les femelles adultes**, il semble que de tels comportements de soins alloparentaux prodigués par les femelles *yearlings* leur soient effectivement bénéfiques car ils augmentent leur valeur adaptative. Il est donc judicieux de décrire les femelles *yearlings* comme des aides¹. Cependant il est également possible que les femelles *yearlings*, rien que par leur présence, augmentent de façon "accidentelle" (pure coïncidence) le taux de croissance des jeunes. De tels cas sont décrits comme des épiphénomènes du mutualisme (Clutton-Brock 2002, Cadre 2) et n'entraînent pas forcément des bénéfices pour les femelles *yearlings* (Woodroffe & Macdonald 2000, Russell et al. 2003). Si les femelles *yearlings* sont considérées comme des aides, elles doivent, afin d'accroître le taux de croissance des jeunes, soit :

- (i) réduire les soins et les coûts des dépenses maternelles (Moehlman & Hofer 1997),
- (ii) diriger leurs comportements directement vers les jeunes (Clutton-Brock et al. 2001).

Puisque ce sont des femelles *yearlings* non reproductrices qui prodiguent ces actions, cela exclut les comportements d'*allosucking* (Delcroix 1989). De plus, comme il existe une relation entre le nombre de femelles *yearlings* et le TC des jeunes cela exclut probablement la deuxième hypothèse.

¹ En anglais les aides, sont nommées les *helper*. Ce terme est très souvent employé, de façon abusive, sans tenir toujours compte de la rigueur et des précautions qu'il implique (Solomon & French 1997). Dans ce manuscrit, il doit toujours être "vu" d'une manière hypothétique, car les critères nécessaires pour utiliser ce terme n'ont pas été spécialement étudiés ici ...

En revanche, par leur présence les femelles *yearlings* peuvent (i) augmenter la taille des domaines vitaux (Chapitre 3.4) et/ou "faire gagner" les conflits lors de compétition inter-groupe pour une ressource¹ et (ii) garder les jeunes pendant que la mère vaque à une autre activité, e.g. activité de fourragement (hypothèse évoquée au Chapitre 1.3). Les comportements de *baby-sitting* ont déjà été observés dans cette population et dans plusieurs autres (Dardaillon 1984, Delcroix et al. 1985). Au vu des résultats, les **femelles *yearlings*** peuvent réduire les soins et les coûts des dépenses maternelles, et **peuvent ainsi être considérées comme des aides pour les femelles adultes**.

- **Pour les femelles *yearlings*** qui pratiquent les soins alloparentaux, la valeur adaptative de ces comportements peut être interprétée de différentes manières (Chapitre 1.4). Ainsi en adoptant une stratégie de soins alloparentaux, les femelles *yearlings* peuvent accroître leur *fitness* :

- en augmentant le taux de survie : mécanisme anti-prédateur (effet dilution), bénéficier de soins maternels post-sevrage (comme chez d'autres ongulés, Green et al. 1989, L'heureux et al. 1995) :
- en acquérant des comportements maternels pour élever des jeunes, ce qui leur permet d'améliorer le succès des épisodes reproductifs futurs (Fairbanks 1990),
- en héritant du domaine vital de la mère, hypothèse qui a été testée au Chapitre 3.4
- en augmentant leur *fitness* indirecte, dû à la parenté entre les femelles du groupe.

Toutefois, les femelles qui adoptent les comportements alloparentaux ne se reproduisent pas, contrairement à celles qui quittent le groupe. Aussi, un conflit d'intérêt peut alors se produire entre les femelles adultes et les femelles *yearlings* ; les premières voulant recruter les femelles *yearlings* comme des aides et les secondes préférant se reproduire. Comme les femelles adultes augmentent leur *fitness* directe si les *yearlings* restent dans le groupe, il est possible d'imaginer qu'elles adoptent des stratégies visant à augmenter le recrutement (Clutton-Brock 1998) de leur filles ou de leur nièces.

- si elles y arrivent, les femelles *yearlings* peuvent, peut-être, augmenter leur propre *fitness* (Clutton-Brock 2002, Russell et al. 2003), mais de manière non immédiate.

- si elles n'y parviennent pas, les femelles *yearlings* quittent le groupe matriarcal et, pour la plupart, se reproduisent (Chapitre 2.3), accroissant ainsi leur *fitness* directe immédiate.

Dans ce dernier cas, les femelles adultes n'augmentent pas leur *fitness inclusive*, sauf si la descendance de leurs filles est importante et compense l'absence des comportements de soins alloparentaux qu'elles auraient prodigué par leur présence dans le groupe (Chapitre 1.4). Si cette dernière hypothèse est vraie, cela implique qu'une participation à la reproduction pour les femelles *yearlings* soit très "rentable", autant pour elles, que pour leur mère. Cette hypothèse est donc testée dans la partie suivante de ce chapitre...

¹ Hypothèse qui n'a, malheureusement pas pu être testée

III....des femelles *yearlings* qui s'investissent...

Costs and benefits of early reproduction in female wild boar

Kaminski G., Brandt S., Baudoin C.
(Manuscrit 3, en fin de préparation)

ABSTRACT. Life-history theory predicts that reproduction is costly. In iteroparous organisms, this cost leads to a trade-off between the reproductive effort at a given time and the future reproduction expectation. The cost of precocious reproduction for *yearling* female wild boar (*Sus scrofa*) was assessed using data from a wild population in Champagne, France, collected during 12 years. In the wild boar, a polygynous ungulate species, *yearling* females can reproduce as early one year of age, and they have generally large litters. We estimated possible costs of early reproduction for those young females using body mass to estimate energy reserves. Precocious breeders were bigger, but after weaning they gained little mass and were leaner than non-breeding females. This difference in body mass disappeared by the following spring. This suggests a trade-off between energy allocated to reproduction and body mass maintenance, but only for a short time. We also checked possible consequences of the short-term cost on subsequent reproduction success. Reproduction at 1-yr of age did not affect the breeding frequency at 2-yr. At the second year of age, litter size at weaning of females, which already reproduced during the previous year, was bigger than the litter size of females, which did not reproduce at 1-yr. However, non-parous females gave birth one month earlier than parous females, and the energetic cost of reproduction may have had consequences for the quality of piglets. Finally at short-term, reproductive investment of precocious wild boars appeared to be of low cost and could even offer benefits in term of reproductive success. However, precocious reproduction entailed social costs that its may compensate the high reproductive success.

Key words: capital breeders, precocious breeding, reproductive success, *Sus scrofa*.

Models of life history often assume that reproduction is costly for iteroparous organisms. Indeed, reproduction appears as a compromise or "trade-off" between benefits of producing offspring and associated costs (Linden and Møller 1989). In mammals, number, size and growth of offspring usually depend on energetic investments of females. For mothers, associated costs are shown in body condition (Clutton-Brock 1991; Festa-Bianchet *et al.* 1998; Neuhaus *et al.* 2004), parasite resistance (Festa-Bianchet 1989), lifetime reproductive success (LRS) (Clutton-Brock *et al.* 1983), or even in their life span (Clutton-Brock 1984; Murie and Dobson 1987; Gallant *et al.* 2001; Koivula *et al.* 2003). These trade-offs have been termed the "costs of reproduction" hypothesis. However, a debate still exists concerning the ways in which such trade-offs should be measured. Simple correlational measures, linking events of current reproduction to the organism's subsequent survival, growth and LRS, are often considered unreliable, because variations in energy resources among individuals can mask the existence of such trade-offs (Van Noordwijk and De Jong 1986). Several authors (Partridge and Harvey 1985; Reznick 1985; Reznick 1992) argue that for studying reproductive costs, we need experimental studies that reveal genetic correlations among traits. Because manipulations of reproductive effort in wild mammals are very difficult, field studies of reproductive costs have been based on unmanipulated phenotypic correlations (Clutton-Brock *et al.* 1983; Festa-Bianchet 1989; Millar *et al.* 1992; Huber *et al.* 1999; Lambin and Yoccoz 2001) and the rare experiments examining trade-offs between life history traits have been made on rodents (Hare and Murie 1992; Mappes *et al.* 1995; Prévot-Julliard *et al.* 1999; Humphries and Boutin 2000; Neuhaus 2000; Koivula *et al.* 2003). Large mammals can generally be described as "capital breeders" (Stearns 1992; Jönsson 1997), because the energy allocated by females to reproduction derives from accumulated body reserves (e.g. in some ungulate species, Festa-Bianchet *et al.* 1998; Andersen *et al.* 2000). As the individual's body reserve ("the capital") is a good approximation of the energy resources, in capital breeders reproductive effort should affect body reserves and residual reproductive value (Crocker *et al.* 2001). In this case, phenotypic correlations offer good opportunities for assessing the cost of reproduction (Doughty and Shine 1997; Festa-Bianchet 1998; Poizat *et al.* 1999). Indeed, if we quantify an organism's energy reserves (such as body mass) both before and after a reproductive attempt, we may be able to identify a trade-off that would not been apparent otherwise (Doughty and Shine 1997; Festa-Bianchet 1998).

Some studies of reproductive costs on ungulate that capital breeders tactic did not report trade-offs between *fitness* components (Festa-Bianchet 1989; Byers 1997; Toïgo *et al.* 2002) while others did (Clutton-Brock *et al.* 1983; Green and Rothstein 1991; Festa-Bianchet *et al.* 1998). Interspecific comparisons reveal that the level of reproductive costs varied according to individual's phenotype, including its weight, age, dominance, and reproductive history (Berubé *et al.* 1996; Sand 1996; Festa-Bianchet *et al.* 1998), and with environmental factors such as resources availability and densities (reviewed by Clutton-Brock 1991). Environmental factors and phenotypic variation may interact, leading to accentuation or reduction of reproductive costs (Clutton-Brock *et al.* 1987; Stearns 1989). Commonly, costs of reproduction are more obvious for individuals in poor physical condition, either because they are too young or small, or because they are living in high-density populations (Festa-Bianchet *et al.* 1998). Moreover, in the case of young females with continuous somatic growth after reaching sexual maturity, life-history theories assume that there is a trade-off between early reproductive efforts and body growth (Gadgil and Bossert 1970; Stearns 1989; Roff 1992). As a consequence, the cost of precocious breeding should decrease the amount of body reserve available for growth and body maintenance, and may also reduce LRS (Stearns 1989).

Our aim was to investigate the consequences of first reproduction, in order to test the hypothesis that, in wild boar (*Sus scrofa*), early reproduction induces costs for young females in terms of future reproductive success and phenotypic condition. Wild boar lived usually in stable female groups of closely related animals, formed by the recruitment of young females (manuscript 1), and group was thus constituted by several generations of females with different ages (Mauget 1980). Many characteristics make this species a good model for testing our hypothesis. Firstly because 12 month old females can breeding (Mauget 1980) and somatic growth continues until 31-36 months of age (Gallo Orsi *et al.* 1995) thus the first breeding attempt may affect body growth. Secondly, maturing females at one year may either reproduce (in which case they leave their social group and lived alone or with their sisters) or delay reproduction until the following year (in which case they remain in the social group) (manuscript 2). It was probably, that parous young females, which leave their kin group, lose the benefits of living group, and thus, we assume that early reproduction leads to social costs. Thirdly, young females produce one litter per year and contrary to several ungulates, they exhibit a high reproductive capacity, around 3 to 5 piglets per litter (Mauget 1982). Finally, as the body weight in adult females fluctuates strongly, both seasonally and annually, this species have a capital breeder tactic, as other the large mammals.

We tested first whether, as in other ungulates (Green and Rothstein 1991; Gaillard *et al.* 1992b; Jorgenson *et al.* 1993) precocious-maturing females are larger than late-maturing females. We predicted also that, during the post-weaning period, barren females at 1-yr old would be heavier than same age reproductive females, and that this difference would still be present in third spring before the next reproduction. Finally, we expected that precocious reproductive female should have lower reproductive success (reproductive state, litter size, and quality of piglets) in the following year than females that reproduce for the first time at two years of age.

METHODS

The study was carried out in a forest (11000 ha) of Chateauvillain/Arc-en-Barrois (48°02'N, 4°55'E, elevation 240-405 m) in east France. This area has a continental climate with relatively severe winters. Wild boars are abundant with densities greater than 15 per 100 ha. This population has been acutely monitored by capture-mark-recapture since 1980. From February to early September, wild boars were captured in corral traps baited with maize (Vassant and Brandt 1995). Animals were weighted, marked with a numbered "Vetal" plastic tag in each ear and given an individual "Allflex" mark, some were fitted with radio-collars. Sows were weighted to the nearest 0.5 kg. Recapture probabilities were low, both during the same year and in consecutive years, due to low survival rates (Gaillard *et al.* 1987), and traps avoidance. At first capture, wild boars were aged by tooth eruption and wear patterns. We categorized females as piglets in the year their birth until the beginning of their second spring when they were 12 months old, then as *yearlings* from 13 to 24 months; and finally as adults over 24 months.

To investigate *yearling* and early adult reproduction, we collected two types of data: field observations and hunting (Figure 38). The former data were obtained by focal observations (Altmann 1974) and during the animal catch. For each female, the following data were recorded: body mass, litter size and

date of parturition. The hunting data were collected during the chasing season (generally from the last half of October to January).

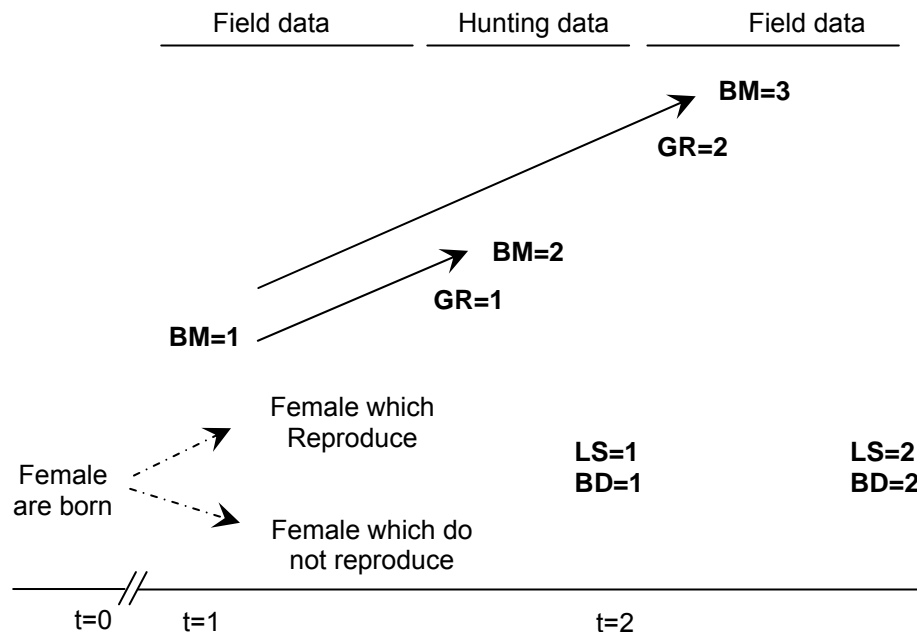


Figure 39: Field and hunting data that were used for investigate the consequence of precocious breeding; body mass (BM), individual growth rate (GR), litter size (LS) and birthdate (BD).

For each killed *yearling* female (marked or not), we collected the following data: body mass, appearance of nipples and characteristics of the reproductive tract. If nipples were well developed, we assumed that the corresponding female gave birth during their first breeding season, but it was not possible to determine the exact number of piglets. The physiological reproductive stage was determined by ovary examination providing indications about next reproduction (Mauget 1980; Gaillard *et al.* 1993a). Field data were collected in 1990-2002, and hunting data during six seasons (1997-2002).

We assessed phenotypic quality in two ways. First, we compared body mass with *yearling* reproductive state (precocious breeders or late breeders) in three periods: before parturition (between Feb. to early June; body mass 1), during the post-weaning period (between Oct. to late Jan.; body mass 2), and in the following spring before the next parturition (body mass 3). Body mass 1 allowed us to test if weight influenced the first reproductive participation. Body mass 2 and 3 allowed us to test respectively the short term effect and the 1-yr effect of early reproduction on phenotypic condition. Body mass 1 and 3 were estimated from field data and body mass 2 by hunting data. Second, we compared also individual mass gain with *yearling* reproductive state. Our measure of mass gain is the day's rate of growth that is calculates as the body mass difference divides by the difference in capture dates. Individual mass gains were calculated by repeat measure of weight: with body mass 1 and body mass 2, we calculated mass gain 1, and with body mass 1 and body mass 3, we obtained mass gain 2. As with comparisons between reproductive state in body mass 2 and 3, mass gain 1 and 2 allowed us to test respectively the short-term effect (after weaning) and the 1-yr effect of precocious reproduction on phenotypic condition.

To consider a possible energetic cost of reproduction on subsequent reproduction, we used three assessments: First, we compared breeding frequency at 2-yr between precocious and late breeder females. Second, we compared litter size according to *yearling* reproductive state using field (rearing litter size) and hunting data (primary litter size). Primary litter size was measured by ovary examination during the hunting period. We selected only the females for which foetuses were visible and for which we were sure to count all foetuses (litter size 1). The number of rearing piglets (litter size 2) was calculated from repeated direct observations of female-piglets associations during summer and autumn. Data on litter size excludes adult females for which we were uncertain that all juveniles had been seen. Finally, we compared piglet quality between precocious and late breeders females. We evaluated the quality of piglets in relation to the birthdate. Birthdate has important implications for various life history traits such as growth rate and survival (Guinness *et al.* 1978; Festa-Bianchet 1988).



Access to the peak of high quality vegetation for the longest possible time appears to be one of the main advantages enjoyed by early-born offspring. Birthdate was determined in field (birthdate 1) by either direct observations in nests, monitoring radio-collared female behaviour, and by back calculating along the linear growth rate regression (Gaillard *et al.* 1992a) to the mean birth weight at first capture (Baubet *et al.* 1994). For the killed adult females, when foetuses were apparent and referring to Maugé (1980), it was possible to assess the speculative birthdate (birthdate 2). All dates of female parturition were assessed within a range of 15 days.

Statistical analyses

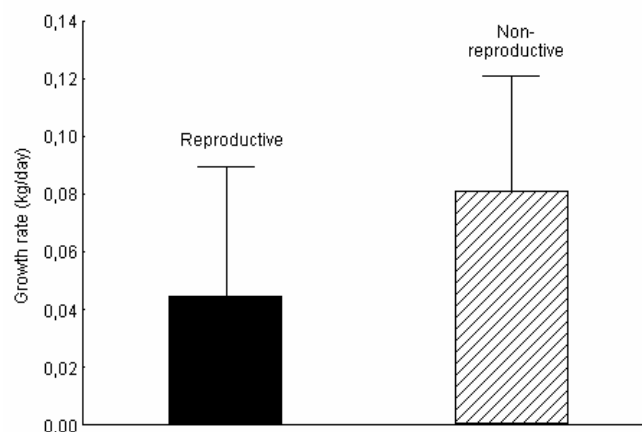
Data were tested for normality by Kolmogorov-Smirnov tests. If assumptions were met, parametric tests were used and, for some analyses, only after square root transformation of the original data. We first examined the relationship between body mass and capture date (or death date) using a linear regression. If a significant correlation was found among variables, our measure of body mass was the standardized residual of this linear regression. To test the influence of body mass on reproductive success at the first year (precocious or late breeder), we used logistic regression. ANCOVAs were used to compare body mass variables and reproductive output variables between precocious and late breeders female, with year entered as covariate (12 yrs). We investigated whether precocious breeder had a lower chance of reproducing the next year than late breeder using G-test (Festa-Bianchet 1989). To address whether the offspring number of precocious breeder affected their subsequent litter size, we employed Kendall correlation tests. In this analysis, litter sizes of zero were included for females that did not lactate (Risch *et al.* 1995; Ruusila *et al.* 2000). We used Statistica version 6.1 and StatXact 3.1 to perform the statistical analyses. Means are followed by standard errors (SE) and all probabilities are two-tailed.

RESULTS

Phenotype quality

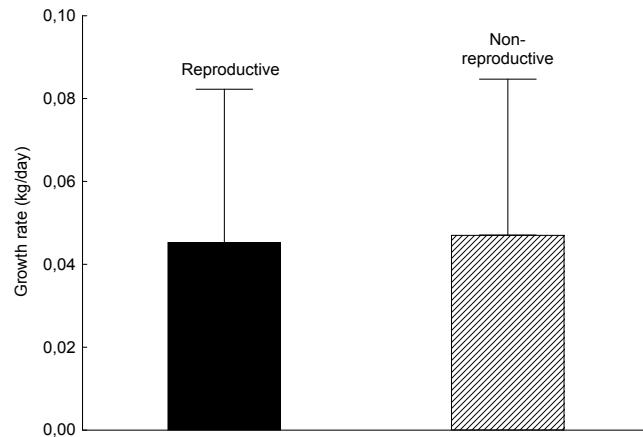
Body mass 1 before first reproduction was correlated with captures dates ($r^2 = 0.141$, $F_{1,52} = 8.59$, $P < 0.005$). Residuals of body mass 1 on capture dates (BM) indicate that this parameter affected the probability (PR) of reproduction (Logit (PR) = $-1.69 + 0.87\text{BM}$, $\chi^2 = 5.4$, $df = 1$ and $P < 0.02$). Precocious breeder females exhibited larger residuals (0.646 ± 0.803 , $n = 10$) than late females did not breed (-0.147 ± 0.977 , $n = 44$). However, after reproduction, this effect did not maintain and even was reversed (Figure 40).

Figure 40 Comparison (mean \pm SD) of growth rate 1 measured between spring at 1 yr and winter (post weaning period) at 1 yr, according to reproductive success at 1 yr (Reproductive or Non-Reproductive). Non-reproductive females ($n = 23$) had a tendency to show a higher growth rate than reproductive ($n = 8$) females (ANCOVA: $F_{1,26} = 4.148$, $p = 0.0519$).



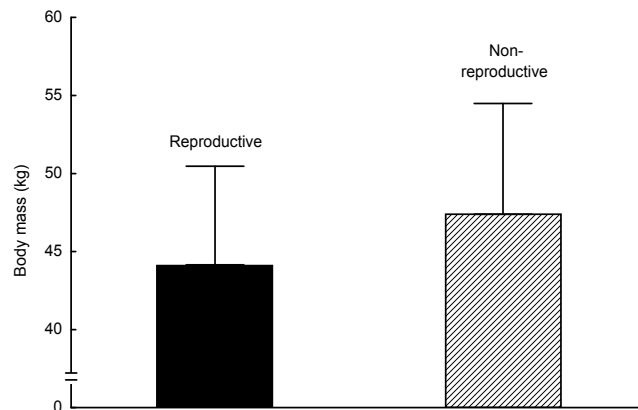
Indeed, both the body mass 2 (Figure 40) and the mass gain 1 (Figure 41), revealed suitable and marginally significant differences according to reproductive state. Because precocious females were smaller (Figure 40) and had a lower mass gain (Figure 41), these results reflect a reproductive cost, as expected.

Figure 41 Comparison (mean \pm SD) of body mass 2 measured during winter at 1 yr, according to reproductive success at 1 yr (Reproductive or Non-Reproductive). Dates of capture not affected body mass 2 (body mass 2 = $46,261 + 0,00151 * \text{date}$, $F_{1,204} = 0,009$, $p = 0,922$). Non-reproductive females ($n = 140$) were significantly bigger than reproductive ($n = 66$) females (ANCOVA: $F_{1,203} = 10,300$, $p = 0,00155$).



At the following spring before parturition, body mass 3 did not differ significantly between precocious breeders (55.71 ± 8.09 , $n = 11$) and late breeders (57.00 ± 11.96 , $n = 14$; $F_{1,22} = 1.75$, $P = 0.199$). Moreover, at the same period, mass gains 2 were not significantly different according to reproductive state (Figure 42). These results did not follow our expectations.

Figure 42 Comparison (mean \pm SD) of growth rate 2 measured between spring at 1 yr and spring at 2 yr, according to reproduction at 1 yr (Reproductive or Non-Reproductive). Non-reproductive females ($n = 9$) did not present a higher growth rate than reproductive ($n = 8$) females (ANCOVA: $F_{1,14} = 0,016$, $p = 0,899$).



Reproductive output

During the first year, the prevalence of lactation among *yearling* females was 31.7% (field data, $n = 85$) and 32.3% (hunting data, $n = 207$). The following year, this prevalence was 85% (field data, $n = 40$) among females at 2-yr of life. Precocious reproduction at 1-yr did not affect the frequency of subsequent reproduction ($G = 1.45$, $P = 0.381$). Indeed, a precocious breeder had 93% ($n = 15$) chance of reproducing the next year, and a late breeder had 80% ($n = 25$) chance to taking part on her first reproduction. Litter size assessed by counting foetuses was not significantly different ($P = 0.916$) according to reproductive state at 1-yr (Fig. 5). Nonetheless at third spring, late breeders that reproduce for the first time, reared significantly fewer piglets than precocious breeders that reproduce for the second time (Figure 43). A 1-yr female's litter size was significantly associated with her litter size in the following year (Kendall correlation; $r = 0.342$, $n = 37$, $P < 0.002$).

In the third spring with field data (birthdate 1), we did not find an effect of *yearling* reproductive state on parturition date ($F_{1,27} = 0.61$, $P = 0.441$). All females at 2-yr of life gave birth in middle April. In contrast, when using birthdate 2, the mean parturition date varied statistically ($F_{1,118} = 15.43$, $P < 0.0001$) according to *yearling* reproductive state. Indeed, precocious breeders gave birth about one month after other females (April 20 ± 38 d, $n = 32$ for precocious breeders and March 22 ± 35 d, $n = 89$ for late breeders).

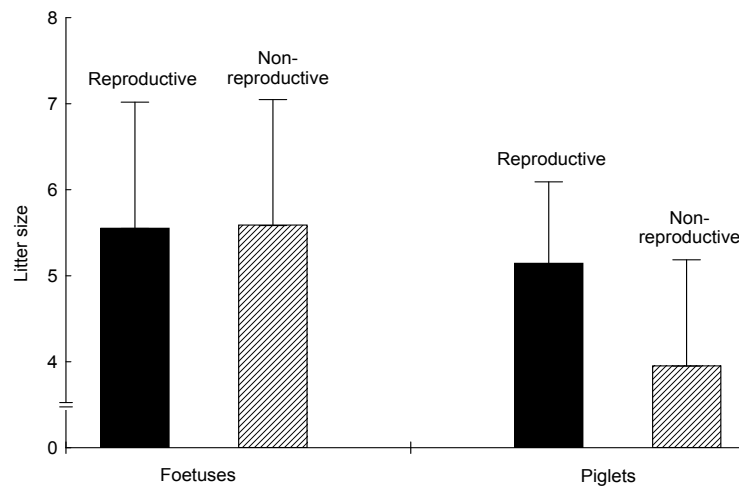


Figure 43 Comparison (mean \pm SD) of litter size 1 (number of fetuses) and litter size 2 (number of piglets) according to reproduction at 1 yr (Reproductive or Non-Reproductive). Non-reproductive females ($n = 60$) did not have more fetuses than reproductive ($n = 20$) females (ANCOVA: $F_{1, 77} = 0.11$, $p = 0.916$). Nonetheless, non-reproductive females ($n = 20$) reared significantly smaller litter than reproductive ($n = 14$) female (ANCOVA: $F_{1, 31} = 8.311$, $p = 0.006$).

DISCUSSION

Phenotype quality

As might be expected, body mass influenced reproduction and reproduction altered in turn future body mass. As in other studies on ungulates (Green and Rothstein 1991; Gaillard *et al.* 1992b; Jorgenson *et al.* 1993), female body mass was associated with the age of first reproduction. Precocious breeders were bigger than late breeders that not reproduce at 1-yr. Nevertheless, during the post-weaning period, mass gain of precocious breeders was lower than in late breeders, with the result that precocious breeders were leaner than late breeders. Hence, trade-off between early successful reproduction and growth exists: individual's body reserves of precocious breeders were depleted, and during the lactating and post-weaning periods these females were probably unable to accumulate body mass at the same rate as non-breeding females. This trade-off between reproductive effort versus body mass was also shown in several ungulates, such as red deer, reindeer, and bighorn sheep (Mitchell *et al.* 1976; Clutton-Brock *et al.* 1983; Reimer 1983; Festa-Bianchet *et al.* 1995). A striking feature of our results was the disappearance, at the next year (3rd spring), of the body mass difference between precocious and late breeders. This suggests that precocious breeders were able to accumulate mass more readily at the end of the winter. This phenomenon was also shown in red deer (Mitchell *et al.* 1976) and in many species of sheep (Festa-Bianchet *et al.* 1995; Clutton-Brock *et al.* 1996). In bighorn ewes, however, early reproduction at 2-yr did not affect body mass at 3-yr old, but did affect mass at 4-yr old (Festa-Bianchet *et al.* 1995). For wild boar, if early reproduction at 1-yr has a delayed effect upon maternal body reserves at 3-yr old or later, we were nevertheless unable to detect this effect in our results. Despite the masking of phenotypic trade-off by inter-individual variation (Reznick 1985; Van Noordwijk and De Jong 1986), measurement of energy reserves before as well as after reproduction, of the same individuals, was a realistic and rather simple technique to investigate reproductive strategies in capital breeders (Doughty and Shine 1997; Festa-Bianchet 1998; Bonnet *et al.* 2002). Our results show that this evident trade-off between reproductive efforts versus body mass, seems thus take place only during a short time.

Reproductive output

Contrary to our prediction, successful reproduction did not affect the frequency of breeding in next reproduction. The absence of any reduction in the breeding likelihood of precocious breeders was probably related to their capacity to regain body weight by the end of winter. Nevertheless, as pointed out in several empirical (Festa-Bianchet *et al.* 1995; Bonnet *et al.* 2002; Toïgo *et al.* 2002) and

theoretical studies (Reznick 1985; Van Noordwijk and De Jong 1986; Reznick *et al.* 2000), when testing whether a breeding female had a lower likelihood of reproducing during the next season than a barren female, two factors are considered: reproductive status and individual phenotypic quality. Indeed, a breeding (and here a precocious breeder) female was probably in better condition than those that did not breed (here late breeder). These precocious breeders were able to stand the energetic cost of reproduction (evidenced by trade-off between early reproduction effort versus body weight) without compromising their chance of breeding in the next year (Festa-Bianchet 1989; Stearns 1989). However, a female in poor physical condition (due to genetic factors, or due to processes acting during ontogeny) was probably unable to bear the high reproductive costs. It would therefore not be surprising for this female to refrain from breeding, and delayed her first reproduction. In the following spring, their subsequent weight gain should facilitate reproduction at the same frequency as a precocious breeder. Nevertheless, for complete our explanation there is also likely that late breeders did not reach sexual maturity before the anoestrus summer period (Mauget 1982), entail a breeding absence.

Even if energy allocated for precocious reproduction was high, this cost did not exhibit a negative effect on litter size during the following reproductive attempt. Perhaps of most interest, precocious breeders that always weaned piglets at their 2nd spring, raised in the next reproduction, larger litter sizes than females that barren at their 2nd spring. Our assessments of litter size by counting fetuses revealed no variation according to *yearling* reproductive state, but during lactation, precocious breeders raised larger litters (about one piglet higher). The most likely explanation for the litter size reduction in late breeders was lower maternal care (notably postnatal care) due to lack of experience in comparison to precocious breeders (see Ozoga and Verme 1986). Indeed, wild boars in this population have no predators (except humans) and it is barely conceivable that such troubles affected exclusively the late breeders. Moreover, we observed the same litter size reduction (fetuses number > piglets number) in precocious breeders for their first reproduction at 1 yr (Brandt and Kaminski, unpublished data). Thus, our results suggest that females were able to adjust their reproductive output to their maternal investment (Clutton-Brock *et al.* 1996). So females apparently adjusted litter size just after parturition to their ability to rear young. If this scenario were true, litter size reduction for wild boar and consequently offspring mortality were mostly care-dependant (Murie and Dobson 1987; Gaillard *et al.* 1997; Neuhaus 2000). Because ungulates have generally one or two young, any study at our knowledge had shown that parous females raised, in the next reproduction, larger litter size than non-parous females, but this occurrence was described in other vertebrates (Murie and Dobson 1987; Bonnet *et al.* 2002).

Finally, as predicted, early reproduction appeared to affect subsequent breeding in terms of quality of piglets. No variation in parturition date was detected with field data, but hunting data reveal that late breeders gave birth, at the following spring, one month earlier than precocious breeders. Similar to our findings, differences in dates of parturition according to previous reproductive status were also found in other studies (Clutton-Brock *et al.* 1983; Clutton-Brock *et al.* 1996; Huber *et al.* 1999). This relationship between reproductive effort and timing of next ovulation may be mediated by reproductive physiology. Indeed, young females gave birth mid-June (Chapitre 2.3) and nursed piglets during 4-months (Mauget 1980). After weaning, Mauget (1982) showed that an increase of weight was necessary for females to return to estrus, and thus precocious breeder could not mate before December. However, late breeders are ready to breed as soon as start the mating period. So, as in the domestic sow (deJonge *et al.* 1996), piglets born early in spring (piglet born to late breeders) mature as early as physiological constraints permit, whereas piglets born later in breeding season (piglet born to precocious breeders) were leaner and may delay sexual maturation for up to one year. Moreover, several study in ungulate (Guinness *et al.* 1978; Festa-Bianchet 1988; Birgersson and Ekvall 1997) reveal that late-born offspring experience low survival. This trade-off was likely in piglets, but because our study population was hunting, it was difficult to measure natural offspring post-weaning survival.

In conclusion at short-term, reproductive investment of precocious wild boars appeared to be low costly and could provide benefits in term of reproductive success. Therefore, as early reproduction leads to some benefits in fecundity, all *yearling* females should reproduce. There is at least two possible reasons for explain why this is not observe: either barren sows are unable to reproduce because they are in lower body condition, and so postponed their sexual maturity, or early reproduction by young females entail compromising its own social organization within natal group and therefore incurs a social cost. In fact inside social group, precocious breeders gave birth 3 months after dates of parturitions by older females (manuscript 2). This asynchronization of parturition among females leads to social segregation. Thus, precocious breeders split up with matriarchal group and live alone or with their sisters, while late breeders stay in matriarchal group (manuscript 2). This



segregation with their kin group and all ensuing consequences, involve social costs (probably precocious breeders lose the benefits (i) of living group, (ii) in post-weaning association with their mother, (iii) of use the traditional range ([Chapitre 3.4](#)), and (iv) in a cooperative rearing ([Chapitre 3.2](#))). We suggest that social costs were very important and may compensate the high reproductive success of an early reproduction. Although social costs may explain the low breeding frequency at 1-yr of life, we do not have sufficient long-term data on individually marked animals to test this possibility. Continued study of plasticity in precocious breeding in different populations and at different environments is needed to assess the long-term consequences of this plasticity for social organization and individual growth, survival and reproductive success.

Acknowledgements

This study was supported financially and logistically by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). G. Kaminski was supported by a doctoral fellowship from the ONCFS. Protocol used in this study was approved by the French agricultural and forest administration (Article R 224-14). We thank J-M. Jullien, J. Vassant, the Federation des chasseurs of Haute Marne, all students and volunteers for their help in the field. We would like to thank F. Klein, R. Mauget, C. Toïgo and S. Venner for valuable discussions and for your help. The manuscript was improved considerably by the comments of F.S. Dobson and S. Focardi.

IV....Et des adultes qui s'établissent

Les mammifères montrent généralement de fortes différences intraspécifiques, et particulièrement inter-sexuelles, autant dans les comportements sociaux que spatiaux. Ces différences peuvent résulter soit des besoins énergétiques propres à un individu ou à une certaine catégorie d'individus (Conradt 1998b, Kelt & Van Vuren 1999), soit des différentes pressions de sélection (prédation, parasitisme, sélection sexuelle...) auxquelles sont soumis les individus. Clutton-Brock (1988) postule que, chez les mammifères :

- la distribution des ressources alimentaires détermine la distribution des femelles et le succès reproducteur de ces dernières,
- la distribution des mâles et leur *fitness* sont régies par leur capacité à trouver et à s'apparier avec les femelles.

Chez les espèces dont les soins paternels sont inexistants, les disponibilités alimentaires sont probablement le facteur le plus important qui gouverne l'occupation et la taille du domaine vital (DV) (Clutton-Brock & Harvey 1978, voir pour des exemples Ims 1987 et chez les ongulés Tufto et al. 1996 ; Conradt et al. 1999).

Chez les espèces territoriales, de nombreuses études montrent que certains individus défendent mieux leur territoire et que leurs valeurs adaptatives augmentent avec la qualité de celui-ci (Parker et al. 1988). En revanche pour les espèces non territoriales, les individus ne défendent pas de zone spatiale à proprement parlée. Ainsi, pour ces espèces, les meilleurs habitats ne sont pas monopolisés et attirent, par conséquent, un grand nombre d'individus. Dans le cas d'une hétérogénéité des zones spatiales à l'intérieur d'une population, le modèle de la distribution libre idéale (Fretwell & Lucas 1970) prédit que les individus doivent être distribués proportionnellement aux ressources. Dans ce dernier cas, la *fitness* individuelle est constante entre les individus de la population. Chez les ongulés non territoriaux, certaines études ne montrent pas de corrélation entre la *fitness* et la distribution des individus (Wahlström & Kjellander 1995, Conradt et al. 1999) comme le prédit le modèle de la distribution libre idéale, alors que d'autres mettent en avant l'importance de l'hétérogénéité spatiale dans la *fitness* individuelle (Saether & Heim 1993, Pettorelli et al. 2001, Focardi et al. 2002, Nilsen et al. 2004).

La distribution des ressources et la quantité de celles-ci sont également des facteurs qui peuvent amener à l'émergence de la vie en groupe (Wrangham 1980, Chapitre 1.4). Chez les carnivores, l'hypothèse de la dispersion des ressources (RDH) (Carr & Macdonald 1986) et, chez les primates, l'hypothèse des contraintes écologiques (Wrangham et al. 1993), suggèrent que la taille des domaines vitaux serait déterminée par la distribution des ressources (en patch ou mélangée) alors que l'abondance de celles-ci gouverne la taille des groupes. Ainsi ces théories prédisent une forte corrélation entre la taille du groupe, la taille des domaines vitaux et les disponibilités alimentaires sans nécessairement de relation entre ces variables deux à deux.

Ayant vu, aux [Chapitres 2.4 et 3.2](#) que la *fitness* des femelles est dépendante de la taille des groupes et aux [Chapitres 2.1 et 2.2](#) que les disponibilités alimentaires et les paramètres démographiques du groupe sont corrélés, le premier objectif de cette partie est d'étudier le lien entre la taille du groupe, les disponibilités alimentaires et la taille du domaine vital.

Chez les suiformes, la taille des DV a fait l'objet de nombreuses études ([Judas & Henry 1999](#), [Gabor & Hellgren 2000](#), [Gabor et al. 2001](#)), et particulièrement chez :

- Le porc sauvage ([Baber & Coblenz 1986](#), [Caley 1997](#), [Sauders & Kay 1996](#)) ;
- Le sanglier européen ([Douaud 1983](#), [Janeau & Spitz 1984](#), [Boitani et al. 1994](#), [Maillard 1996](#), [Massei et al. 1997b](#), [Baubet 1998](#), [Brandt et al. 1998](#), [Spitz et al. 1998](#), [Calenge et al. 2002](#), [Fernandez-Llario et al. 2003](#)).

Plusieurs de ces études soulignent l'importance du sexe (mais voir [Massei et al. 1997b](#)), de l'âge, de la saison et des facteurs anthropiques sur les variations intraspécifiques de la taille des DV.

- Les femelles *yearlings*, et les femelles en général, ont tendance à avoir des DV plus petits que les vieux individus et les mâles ([Calenge 2000](#)).

- La chasse et les modes de chasse modifient profondément la taille des DV ([Calenge et al. 2002](#)) ainsi que les comportements d'utilisation et de sélection de l'habitat ([Brandt et al. 2005](#)).

- Les variations écologiques autant thermiques, hydriques que leurs répercussions sur les disponibilités alimentaires, peuvent également influencer l'occupation spatiale ([Maillard 1996](#), [Massei et al. 1997b](#)).

En plus des contraintes âge- et sexe-dépendant, l'état reproducteur des femelles, et particulièrement pendant les périodes pré- et post-partum, semble influencer la taille des DV en diminuant la taille de celui-ci ([Douaud 1983](#), [Cousse 1994](#)). Enfin, la plupart des auteurs s'accordent ([Vassant et al. 1992](#) et [Maillard 1996](#)) à décrire le sanglier comme une espèce sédentaire, autant entre deux saisons successives qu'entre deux années consécutives.

Le deuxième objectif de cette partie est d'étudier les facteurs susceptibles d'influencer la taille et la stabilité spatiale des domaines vitaux. L'analyse est effectuée en prenant en compte des facteurs sociaux, physiologiques, anthropiques et environnementaux.

La taille des DV des femelles des 17 familles ([Figure 13](#)) a été décrite en relation avec les facteurs physiologiques (âge et état reproducteur des femelles), anthropique (perturbation liée à la période de chasse) et en fonction des saisons. Les femelles *yearlings*, et les femelles qui ne se reproduisent pas, devraient avoir un DV plus réduit (**prédiction 1a**). En revanche, les perturbations liées à la période de chasse devraient augmenter la taille des DV pour toutes les femelles (**prédiction 1b**). En période de mise-bas la taille des DV devrait être plus faible qu'en période d'élevage ou de post-sevrage (**prédiction 1c**).

L'étude de la stabilité spatiale a été analysée à partir des taux de recouvrements des DV entre des périodes successives. Si la sédentarité caractérise cette espèce, le taux de recouvrement (TR) entre les DV des femelles et des familles (saisonnier, annuel ou inter-annuel) devrait être important et la distance entre les centroïdes faible (**prédiction 2**).

Enfin la taille des groupes devrait être corrélée positivement avec la taille des DV des femelles (**prédiction 3**). En revanche, il semble difficile de prédire le sens de la corrélation, si celle-ci existe, entre les disponibilités alimentaires et la taille des DV. En effet, certains auteurs montrent qu'une forte disponibilité alimentaire réduit la taille des DV (Singer et al. 1981, Janeau & Spitz 1984, Maillard 1996), alors que d'autres études (Ilse & Hellgren 1995, Massei et al. 1997b) notent un phénomène inverse.

Tableau 32 : Prédictions testées concernant la taille et la stabilité des DV

| Prédictions | |
|--------------------|--|
| - Taille du DV | 1a plus réduite pour les femelles non-reproductives et <i>yearlings</i> 1b plus élevée en période de chasse 1c plus réduite en période de mise-bas |
| - Stabilité des DV | 2 TR important et distance entre centroïdes faible |
| - Taille du groupe | 3 corrélée positivement avec taille du DV |

IV. 1 METHODES

Méthode d'estimation des domaines vitaux. Diverses méthodes existent pour estimer la taille des domaines vitaux des animaux localisés par — radio-pistage, capture, observations visuelles, relevés d'empreintes — en différents points d'un espace.

(i) La méthode du **minimum convexe polygone** (MCP) est historiquement la plus utilisée (Mohr 1947). Celle-ci consiste à connecter les points de localisations périphériques entre eux et de calculer l'aire du polygone obtenu. Un point périphérique solitaire entraîne une forte augmentation de la taille du DV. Aussi cette méthode a souvent tendance à exagérer la taille du DV. De plus, elle ne renseigne pas sur l'intensité d'utilisation de l'espace à l'intérieur du DV. Plus récemment, de nouvelles méthodes d'estimation des DV, paramétriques et non-paramétriques ont été développées en réponse aux problèmes inhérents à la méthode MCP.

(ii) Les **méthodes paramétriques** supposent un centre d'activité géométrique et, la probabilité d'observer un animal est définie par les isolignes concentriques qui entourent le centre. Ces méthodes font l'hypothèse sous-jacente que l'utilisation de l'espace, à l'intérieur du DV, suit une distribution normale bivariée. Les suppositions faites sur la distribution des individus impliquent que ces méthodes sont rarement utilisées car la plupart des animaux ne se distribuent pas de cette façon. Les estimateurs paramétriques les plus utilisés sont les ellipses de Jennrich-Turner (Jennrich & Turner 1969), les ellipses corrigées et les ellipses de Dunn (Dunn & Gibson 1977, Samuel & Garton 1985). Pour des travaux concernant ces méthodes chez les ongulés voir Clutton-Brock et al. (1982b).

(iii) Les estimateurs non-paramétriques ont l'avantage de ne pas faire d'hypothèses sur la distribution d'utilisation de l'espace par l'animal et permettent donc d'estimer la taille et la probabilité d'observation à partir d'une multitude de zones centrales. Les méthodes non-paramétriques les plus utilisées sont la

moyenne harmonique (Dixon & Chapman 1980) et la méthode Kernel (Worton 1989) (pour une nouvelle méthode Kenward *et al.* 2001).

- **Les estimations par la moyenne harmonique** sont créées en plaçant une grille par-dessus la carte des localisations et en mesurant, ensuite, la moyenne harmonique des distances entre chaque localisation et chaque intersection de la grille. L'estimation de la taille des DV par cette méthode est fortement influencée et dépendante de la taille des mailles et du placement approprié de la grille (Worton 1987).

- **L'estimation par la méthode Kernel** est basée sur le calcul de la fonction de densité de probabilité bivariée (Kernel) de l'ensemble des localisations. Cette méthode est actuellement la plus fiable (Worton 1995, Seaman & Powell 1996) et elle est de plus en plus utilisée. Toutefois, au moins trois divergences d'opinions existent sur la manière d'utiliser cette méthode et concernent :

- le facteur de lissage (h)¹. Le facteur de lissage peut être interprété comme l'expression des variances des coordonnées X et Y. La taille du DV dépend directement de h (Seaman & Powell 1996). Une petite valeur de h produit un Kernel étroit et une grande variabilité dans la distribution d'utilisation, alors qu'à l'inverse, une valeur importante de h dissimule les détails de la distribution d'utilisation et néglige certaines zones centrales pouvant avoir un rôle biologique important pour l'individu.

- la méthode pour calculer le facteur de lissage. Les deux méthodes statistiques régulièrement utilisées pour calculer h sont le "*Least Squares Cross-Validation*" (LSCV) et le "*Biased Cross-Validation*" (BCV) (Seaman & Powell 1996). La méthode LSCV a été privilégiée dans l'analyse car elle a plutôt tendance, par définition, à sous estimer la distribution d'utilisation (Sain *et al.* 1994).

- le nombre minimum de localisations. Il n'y a, en général, pas de nombre minimum de localisations nécessaire pour créer un Kernel précis, cependant le Kernel est souvent inapproprié et sa taille surestimée si l'échantillonnage utilisé est faible. En me basant sur les travaux de Seaman *et al.* (1999) qui montrent qu'un effectif minimum de 30 localisations est nécessaire, j'ai utilisé ce nombre comme valeur seuil pour créer les Kernels.

Enfin, h peut être constant sur l'ensemble du Kernel, c'est la méthode du Kernel fixe (*Fixed Kernel*) ou varié et c'est la méthode du Kernel évolutif (*Adaptive Kernel*). Ces deux méthodes sont largement utilisées dans l'étude des DV (Worton 1995) et bien qu'il ne semble pas avoir de grande divergence, l'analyse a été faite avec un h constant ; le kernel fixe est généralement recommandé dans le cas d'une estimation par LSCV.

Paramètres estimés pour analyser la taille et la stabilité des DV. L'ensemble des paramètres relatifs à l'estimation des DV a été calculé à partir de l'application GIS implémenté par Arcview 3.2 en utilisant l'extension "*Animal movement version 2.2*" (Hooge & Eichenlaub 1997). Après avoir sélectionné les animaux possédant un minimum de 30 localisations, 83 femelles en période hors chasse (HC) et 54 en période de chasse (C) ont, dans un premier temps, été retenues pour l'analyse.

Pour chaque femelle, les courbes des surfaces d'accumulations (Harris *et al.* 1990) ont été calculées en tenant compte des paramètres suivants : No. d'itération par localisation = 10, intervalle = 2 localisations. Les courbes des surfaces d'accumulations² obtenues ont permis de connaître le nombre minimum de points nécessaires pour calculer la taille des DV. Un seuil de 45 localisations en période HC et de 35 en période C ont été nécessaires pour calculer la taille des DV. Finalement, l'analyse a donc été effectuée sur 73

¹ Ce terme est désigné en anglais par plusieurs expressions : "*bandwidth*", "*smoothing parameter*" ou "*window width*".

² La courbe représentant la taille du DV, qui au départ s'accroît fortement avec l'augmentation du nombre de localisations, atteint à partir d'un certain nombre de localisations une valeur asymptotique. Le nombre de points, minimum pour calculer la taille du DV, peut être estimé graphiquement et correspond au nombre de localisations nécessaires pour atteindre la valeur asymptotique

femelles en période HC et sur 47 en période de C. Pour calculer les DV saisonniers, seuls les individus possédant plus de 30 localisations ont été utilisés.

Six paramètres ont été estimés pour analyser la taille :

- le MCP à 100% des localisations (**MCP-100**),
- le MCP à 95% (**MCP-95**)¹,
- le Kernel à 95% (**FK-95**),
- le Kernel à 50% (**FK-50**, qui représente le "cœur" du DV),
- la moyenne harmonique du DV représentée par une coordonnée spatiale (X ; Y) et,
- l'auto-corrélation spatiale.

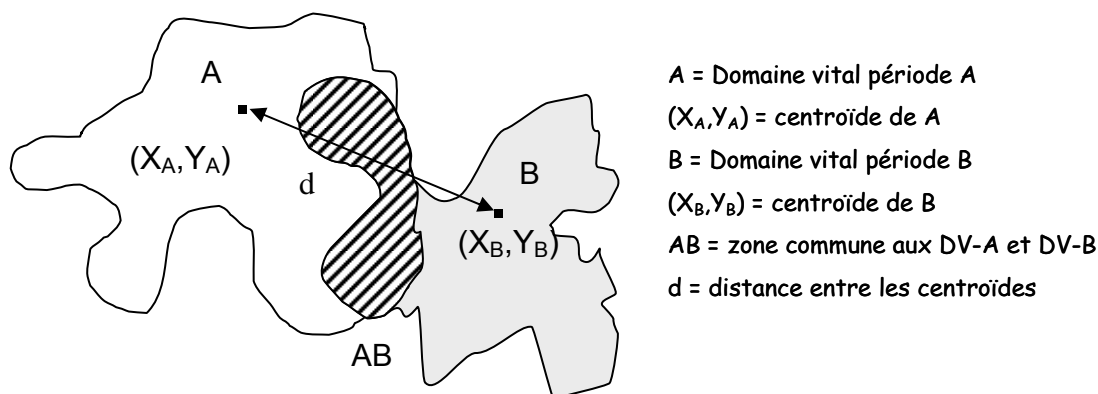


Figure 44 : Schéma représentant les domaines vitaux pour un même individu sur deux périodes A et B. La zone AB correspond à la zone de recouvrement entre les deux périodes.

Ce dernier paramètre a été calculé à partir de l'indice de Schoener (Schoener 1981). Cet indice renseigne sur la façon dont les animaux se déplacent à l'intérieur de leur DV (Hansteen et al. 1997 ; Mauritzen et al. 2001).

La stabilité du DV a été déterminée en utilisant l'indice de écologique, nommé également coef. de Sørensen. Ce coefficient (I_c) se calcule à partir de la formule suivante :

$$I_c = [100 \times 2AB / (A+B)]$$

- avec
- A et B les DV consécutifs pour un même individu (Figure 44)
 - AB la zone en commun aux deux périodes (Figure 44).

Cette valeur évolue sur une échelle allant de zéro (pas de coïncidence des DV) à 100 (coïncidence totale) (pour des applications Dekker et al. 2001 ; Revilla & Palomares 2002). Cet indice est également utilisé pour calculer :

- (i) le recouvrement entre deux femelles de la même famille dans le cas où une séparation se produit (Chapitre 2),
- (ii) le recouvrement des DV sur plusieurs années pour une même famille.

Pour chaque analyse, deux types de recouvrement des DV sont effectués, le recouvrement à 95% (**TR-95**) des DV et le recouvrement des zones centrales, soit à 50% du DV (**TR-50**).

Enfin la distance (Figure 44) séparant le centre (centroïde) de deux DV a été calculée à partir des coordonnées des moyennes harmoniques de chacun (Walls & Kenward 2001). Pour tester si la distance

¹ Pour calculer le MCP-95, 5% de l'ensemble des points sont exclus. Les localisations éliminées correspondent aux points les plus éloignés de la moyenne harmonique (Schoener 1981).



diffère entre deux catégories d'individus, les moyennes géométriques des moyennes harmoniques des DV ont été réalisées (Walls & Kenward 2001).

Dans les familles comportant, la même année, plusieurs femelles suivies par radio-tracking et où aucune scission de la famille n'a été constatée (Figure 13), seulement une femelle a été prise en compte dans les analyses. Toutefois, cette règle n'a pas été respectée dans les deux cas suivants :

- (i) si pour les femelles d'un même âge, il existe une différence d'état reproducteur entre elles ;
- (ii) si le groupe familial est constitué de femelles d'âge différent.

Dans le cas d'un choix entre plusieurs individus, la femelle *yearling* sélectionnée a été celle qui comporte le plus de localisations. Pour les femelles adultes, le choix a été fait en se basant sur la femelle la plus âgée (la matriarche) et dans un deuxième temps, si ce critère ne peut être déterminant (e.g. cas de deux sœurs adultes), sur le nombre de localisations.

Nomade ou sédentaire... ? Toutes les études effectuées, par la suite, sur la taille des domaines vitaux ont nécessité une transformation logarithmique des variables. L'année a été découpée soit :

- en deux périodes, Hors Chasse (du 1^{er} mars au 31 octobre) et Chasse,
- en trois périodes (mise-bas, élevage et post-sevrage).

Contrairement au Chapitre 1 où une standardisation des trois périodes a été effectuée, ici l'analyse se focalisant sur l'individu et non sur les groupes familiaux, la date de parturition de chaque femelle sert de base pour établir les périodes.

- La période de mise-bas s'échelonne sur deux mois et prend en compte toutes les localisations effectuées un mois avant et un mois après la parturition. Pour les femelles adultes qui ne se reproduisent pas (Chapitre 2.4) et afin de savoir si la taille du DV varie par rapport aux femelles reproductrices, une date arbitraire en fonction du pic des naissances de l'année (Chapitre 3.1) a été attribuée. Pour les femelles *yearlings* qui ne reproduisent pas, la date de parturition arbitraire est fixée au 15 juin (Chapitre 2.3 et Chapitre 3.1).

- La période d'élevage (Delcroix 1989) est de trois mois et débute un mois après la date de parturition.

- La période post-sevrage est très variable suivant les individus et les années. Elle débute à la fin de la période d'élevage et se termine au début de la saison de chasse.

Pour analyser si la taille des DV fluctue entre deux périodes, des tests de permutation pour données appariées ont été préalablement effectués. Dans un deuxième temps, des modèles linéaires généralisés (GLM) ont été réalisés avec :

- en variables dépendantes : la taille du DV (FK-95 ou FK-50), l'auto-corrélation,
- en facteurs fixes : l'âge de l'individu (2 modalités), l'état reproducteur (2 modalités), les disponibilités alimentaires (3 modalités), la saison (soit 2 modalités HC vs C, soit 3 modalités : mise-bas, élevage et post-sevrage)
- en prédicteurs continus : No. femelles adultes, No. femelles *yearlings*
- en facteur aléatoire : l'individu.

Le modèle étant déjà très lourd, aucune interaction de deuxième ordre n'a été testée.

Des régressions simples ont été réalisées pour étudier la corrélation entre le TR-95, le TR-50 et la distance entre les centroïdes des DV successifs. Les paramètres susceptibles d'influencer la distance entre les DV et les taux de recouvrements ont été analysés par des GLM :

- l'âge de l'individu, l'état reproducteur, et la saison en facteurs fixes. Les ressources alimentaires disponibles pendant l'année ont également été incluses dans le modèle comme facteurs fixes. Pour analyser le recouvrement entre la période HC et C, les ressources alimentaires disponibles à l'automne ont également été considérées en facteurs fixes.
- le nombre de femelles adultes et *yearlings* en prédicteurs continus,
- la famille en facteur aléatoire.

Pour une famille suivie sur plusieurs années, le taux de recouvrement entre les DV et la distance entre les DV ont été calculés. Les analyses ont été réalisées en prenant en compte le même individu sur plusieurs années et, si ce critère n'est pas valide, sur l'individu qui hérite du rang de matriarche ([Chapitre 2.2](#)). Des tests t ont été appliqués entre ces deux catégories d'individus pour rechercher d'éventuelles différences dans les TR et dans la distance entre les DV.

L'évolution de la taille des DV entre deux années a été estimée à partir de l'équation 1 du [Chapitre 2.1](#). Des GLM ont été effectués pour étudier les facteurs pouvant influencer l'évolution de la taille des DV (DV-95 et DV-50), de la distance entre les centroïdes et des TR (TR-95 et TR-50). Ainsi la saison (HC et C) et les ressources alimentaires de l'automne (3 modalités) ont été introduites comme facteurs dans les modèles et le taux de croissance des familles ([Chapitre 2.1](#)) en prédicteur continu.

Enfin chez les familles suivies sur plusieurs années, l'analyse de l'évolution de :

- (i) la distance entre le 1^{er} centroïde et les autres,
- (ii) la taille (à 95% et à 50%) du 1^{er} DV et la taille des autres DV et
- (iii) le recouvrement (à 95% et à 50%) entre le 1^{er} DV et les autres a été faite.

Des GLM avec comme variable dépendante l'un des trois paramètres ci-dessus, comme facteur la famille et l'année en prédicteur continu ont été réalisées.

Pour déterminer les différences significatives entre les modalités des effets sélectionnés dans les GLM, des tests de comparaisons multiples (Test HSD de Tukey) ont été appliqués.

IV. 2 RESULTATS

a) Description des domaines vitaux au cours de l'année

1. Taille des domaines vitaux. La taille des DV annuels fluctue entre la période hors chasse et la période de chasse ([Tableau 33](#)), quelle que soit la méthode d'estimation utilisée et le pourcentage du DV analysé¹. Les tests de permutation pour données appariées indiquent des différences significatives ($N = 35$; $p < 0,001$) de la taille des DV entre la période HC (DV-HC) et la période C (DV-C), pour les tailles estimées par la méthode Kernel à 95% (K-95) et à 50% (K-50).

¹ Ce qui semble logique, étant donné que les trois estimations de la taille du DV (100%, 95 % et 50%), mesurent de trois façons différentes le même paramètre, la répartition spatiale.

Tableau 33 : DV (ha) des individus suivis en période Hors-Chasse (=saison) (N=73 femelles) et en période de Chasse (N=47) avec les méthodes du minimum convexe polygone (MCP) et du kernel (FK). *Home range were calculated using minimum convex polygon (MC) and fixed-kernel (FK) during the non-hunting period (=season) (N=73 females) and during the hunting period (N=47).*

| | MCP-100 | | MCP-95 | | FK-95 | | FK-55 | |
|---------|------------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|---------------|-----------------|
| | Saison | Chasse | Saison | Chasse | Saison | Chasse | Saison | Chasse |
| Moyenne | 717 (538-896) | 884 (621-1148) | 515 (398-633) | 652 (410-894) | 425 (333-517) | 696 (493-900) | 52 (40-65) | 100 (70-129) |
| Médiane | 562 (278-894) | 640 (387-1092) | 378 (190-696) | 433 (273-774) | 328 (155-574) | 503 (252-944) | 37 (17-62) | 58 (30-122) |

Les modèles finaux pour expliquer la taille des DV à K-95 et à K-50 ne font intervenir que la saison (HC et C) et le nombre de femelles adultes dans le groupe (**Tableau 34**). Plus les femelles adultes sont nombreuses et plus la taille du DV augmente (K-95 : r partiel = 0,42 ; K-50 : r partiel = 0,38). L'âge des individus, l'état reproducteur des femelles, l'alimentation à l'année (n) et (n+1) et le nombre de femelles *yearlings* ne semblent pas influencer la taille des DV à K-95 ($0,711 < p < 0,125$) et à K-50 ($0,785 < p < 0,102$).

Le paramètre d'auto-corrélation des DV évolue peu entre la période HC et C, et ce, de façon non significative ($p = 0,192$). Aucun des facteurs étudiés n'affecte l'auto-corrélation du DV (modèle global :

$R^2 = 0,02$; $F_{9,60} = 1,13$; $p = 0,35$; signif. des paramètres : $0,697 < p < 0,117$).

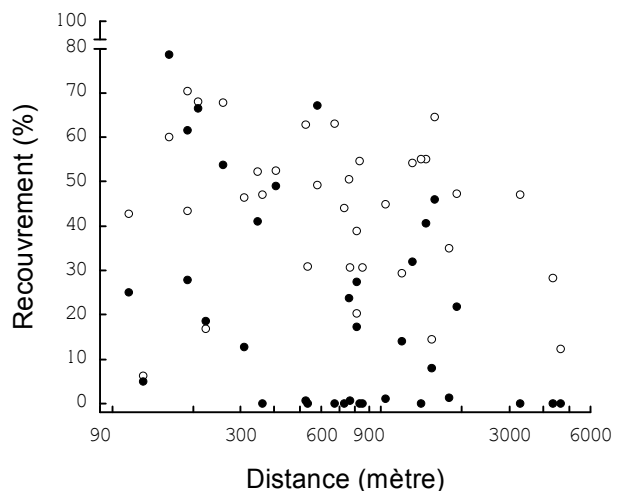
Tableau 34 : GLM pour analyser la taille des domaines vitaux annuels (variable dépendante). Le nombre de femelles adultes et de *yearlings* sont des prédicteurs continus, les individus sont un facteur aléatoire, et les disponibilités alimentaires, période annuelle, l'âge et l'état reproducteur sont des facteurs. Le tableau ne montre que les facteurs significatifs. *GLM analysis with annual home range size as the dependant variable, adult and yearlings number as continue predictor, food availability (3 modalities), annual period (2 modalities), age (2 modalities) and reproductive status (2 modalities) as the four fixed factors and individual considered as a random effect.*

| Modèle | F | dll | P |
|------------------|---|-----|--------|
| DV à K-95 | $R^2 = 0,28$; $F_{2,67} = 14,38$; $p < 0,00001$ | | |
| Saison | 3,33 | 1 | 0,0003 |
| No.adult. | 15,39 | | 0,0004 |
| DV à K-50 | $R^2 = 0,26$; $F_{2,67} = 12,92$; $p < 0,00001$ | | |
| Saison | 11,19 | 1 | 0,001 |
| No.adult. | 14,65 | | 0,0002 |

2. Evolution spatiale des domaines vitaux. Le taux de recouvrement moyen des DV est de 44% entre la période HC et la période de C pour les domaines estimés à 95%, et de 21% pour les domaines estimés à 50%. Aucuns des facteurs étudiés n'affectent les taux de recouvrement des DV-95 et DV-50, hormis la famille (95% : $R^2 = 0,39$; $F_{11,23} = 3,03$; $p = 0,01$ et 50% : $R^2 = 0,38$; $F_{11,23} = 2,91$; $p = 0,01$). Les comparaisons post-hoc indiquent que les femelles des familles 15 et 16 ont des taux de recouvrement du DV-95 plus faibles (TR ~ 20%) que les autres (TR ~ 40%). Pour l'estimation des DV-50, les femelles de la famille 10 possèdent un taux de recouvrement très important (TR = 61%) par rapport aux femelles des autres familles (TR ~ 20%).

La distance entre les centroïdes des DV-HC et DV-C est de 0,667 km. Les facteurs susceptibles d'influencer la distance entre les centroïdes ($R^2 = 0,48$; $F_{15,19} = 3,16$; $p = 0,009$) sont : la famille ($p = 0,01$), les disponibilités alimentaires pendant l'année ($p = 0,04$) et dans une moindre mesure la fructification forestière pendant la période de chasse ($p = 0,073$). Les tests post-hoc n'indiquent pas de différence significative dans l'effet des disponibilités alimentaires durant l'année. Les femelles de la famille 15 se différencient des autres en parcourant une distance moyenne entre les DV-HC et DV-C très importante (3,09 km). Le TR est corrélé négativement (Figure 45) avec la distance entre les centroïdes, de façon marginalement significative pour le recouvrement à 95% ($r = -0,31$; $p = 0,07$) et significative pour le recouvrement à 50% ($r = -0,37$; $p = 0,03$).

Figure 45 : Distance entre les moyennes harmoniques des centroïdes (en mètre, échelle logarithmique) et le taux de recouvrement (%) entre la période hors chasse et la période de chasse (rond vide : recouv. 95% et rond plein : recouv. à 50%). Distance (metres, logarithmic scale) with the harmonic mean of centroïdes and overlap rate (%) between the non hunting period and hunting period (white circle= 95% of overlap and black circle = 50% of overlap)



3. Taille des domaines vitaux saisonniers. La taille des domaines vitaux saisonniers (DV-S) fluctue faiblement avec la saison (Tableau 35), avec une superficie moyenne de :

- 294 ha pour le domaine à 95%;
- 43 ha pour le domaine à 50%.

Tableau 35 : Domaines vitaux (ha) saisonniers (moyenne et 95%IC) et paramètre d'auto-corrélation. Seasonal home-range (mean and 95% of CI) and auto-correlation parameter.

| Saisons | N | K-95 | K-50 | Auto-corrélation |
|--------------|----|---------------|------------|------------------|
| Mise-bas | 39 | 266 (195-336) | 37 (27-48) | 1,47 (1,35-1,59) |
| Elevage | 64 | 286 (199-374) | 42 (27-57) | 1,47 (1,36-1,59) |
| Post-sevrage | 31 | 348 (234-461) | 51 (34-67) | 1,43 (1,28-1,57) |

L'auto-corrélation du DV-S est quasi constante entre les saisons. Les tests de permutation pour données appariées n'indiquent aucune différence significative entre les saisons, ni pour la taille des DV-S ($0,39 < p < 0,11$), ni pour le paramètre d'auto-corrélation ($0,94 < p < 0,46$).

D'une façon générale (Tableau 36), la taille du DV-S ne semble dépendre ni de la saison ($p = 0,28$), ni de l'âge des individus ($p = 0,47$) et ni du nombre de femelles *yearlings* dans le groupe ($p = 0,15$). En revanche, la taille du DV-S calculée avec l'indice K-95 montre des effets significatifs des disponibilités alimentaires, de l'état reproducteur des femelles et du nombre de femelles adultes dans le groupe.

Tableau 36 : GLM pour l'analyse de la taille des domaines vitaux saisonniers. Le nombre de femelles adultes et *yearlings* sont des prédicteurs continus, les individus sont un facteur aléatoire, et les disponibilités alimentaires, la saison, l'âge et l'état reproducteur sont des facteurs. Le tableau ne montre que les facteurs significatifs. *GLM analysis with seasonal home range size as the dependant variable, adult and yearlings number as continue predictor, food availability (3 modalities), season (3 modalities), age (2 modalities) and reproductive status (2 modalities) as the four fixed factors and individual considered as a random effect.*

| Modèle | F | dll | P |
|--------------------|--|-----|--------|
| Saison K-95 | $R^2 = 0,16$; $F_{4,129} = 7,34$; $p < 0,0001$ | | |
| Alim. | 3,33 | 2 | 0,038 |
| Repro | 5,59 | 1 | 0,019 |
| No.adult. | 15,39 | | 0,0002 |
| Saison K-50 | $R^2 = 0,10$; $F_{4,129} = 4,75$; $p = 0,001$ | | |
| Alim. | 0,49 | 2 | 0,077 |
| Repro | 4,48 | 1 | 0,036 |
| No.adult. | 7,89 | | 0,006 |

Une absence de fructification forestière diminue la taille du DV-S ($N = 49$; $\text{Ln (K-95)} = 2,15$; IC : 2,02-2,27) par rapport à une année caractérisée par une fructification forestière (Fainée : $N = 44$; $\text{Ln (K-95)} = 2,36$; IC : 2,22-2,49 ; Glandée : $N = 41$; $\text{Ln (K-95)} = 2,29$; IC : 2,16-2,44). Les tests post-hoc indiquent que seule la différence : absence de fructification/Fainée est significative ($p = 0,045$).

La taille du DV-S calculée avec l'indice K-50 montre des résultats similaires, bien que l'alimentation soit marginalement significative (**Tableau 36**). Les femelles qui ne se reproduisent pas possèdent un DV-S (K-95 et K-50) de taille plus petite que celles qui se reproduisent. Le nombre de femelles adultes dans le groupe influence positivement la taille du DV-S (K-95 : $r = 0,32$; K-50 : $r = 0,25$).

L'auto-corrélation du DV-S ne semble être influencée par aucun des facteurs étudiés ($R^2 = 0,02$; $F_{6,127} = 1,54$; $p = 0,17$), bien que les disponibilités alimentaires soient marginalement significatives ($p = 0,059$).

4. Stabilité des domaines vitaux saisonniers. Le recouvrement des DV-S estimés à 95% varie en fonction des périodes successives considérées (**Tableau 37**) et oscille entre 40 % <TR < 50%. Le recouvrement des DV-S estimés à 50%, plus faible, fluctue de la même façon.

Les distances entre les centroïdes des DV-S sont relativement faibles et inférieures en moyenne à 700 mètres. Aucun facteur étudié n'affecte significativement la distance entre les centroïdes des DV-S ($0,77 < p < 0,056$). Une augmentation de la distance entre les centroïdes n'entraîne pas forcément une réduction du TR (**Tableau 37** et **Figure 46**).

Tableau 37 : Taux de recouvrement estimés à 95% et 50% (moyenne et 95%IC) entre les domaines vitaux saisonniers, moyennes géométriques (min-max) des distances (Km) entre les moyennes harmoniques des centroïdes et corrélation entre le taux de recouvrement et la distance. *Percentage of overlap (mean and 95%CI) between seasonal home-range, geometric mean (min-max) distances (Km) between harmonic mean centres and correlation between overlap rate and geometric distance.*

| Saisons | N | Recouvrement | | Distance | Corrélation | |
|--------------------------|----|---------------|---------------|--------------------|-------------|--------|
| | | 95% | 50% | | 95% | 50% |
| Mise-bas vs Elevage | 35 | 47,91 (41-53) | 30,65 (22-38) | 0,409 (0,02-2,842) | - 0,05 | -0,42* |
| Mise-bas vs Post-Sevrage | 13 | 41,89 (33-50) | 20,04 (10-29) | 0,674 (0,06-2,853) | 0,19 | 0,31 |
| Elevage vs Post-Sevrage | 24 | 49,77 (43-56) | 28,61 (18-38) | 0,571 (0,01-4,504) | 0,41* | 0,04 |

Entre la période d'élevage et la période post-sevrage une corrélation positive, assez surprenante, existe entre le TR estimé à 95% et la distance des centroïdes ($p = 0,042$, Figure 46b).

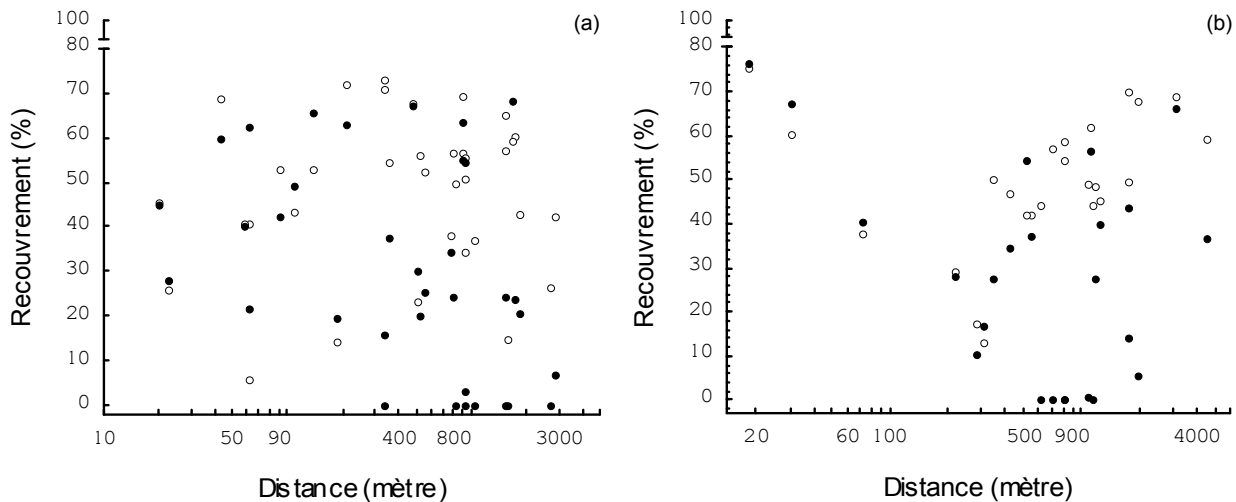


Figure 46 : Distance entre les moyennes harmoniques (échelle logarithmique) et le taux de recouvrement (%) entre (a) la période de mise-bas et l'élevage et (b) la période d'élevage et de post-sevrage (rond vide : recouvrement à 95% et rond plein : recouvrement à 50%). *The percentage of range shared by female in their (a) parturition period plotted against the mean distance (log scale) of activity centres from their rearing period and (b) in their rearing period from post-weaning period (white circle= 95% of overlap and black circle = 50% of overlap).*

Le recouvrement entre les DV-S estimé à 95% est influencé par la saison, le nombre de femelles *yearlings* présent dans le groupe et les familles (Tableau 38).

- Les femelles *yearlings* influencent négativement le TR-95 (r partiel = - 0,39).
- Les TR-95 fluctuent fortement en fonction des familles : 7,5% (Famille 5) < TR-95 < 62% (Famille 7).

Tableau 38 : GLM pour analyser le taux de recouvrement entre deux saisons consécutives (variables dépendantes). Le nombre de femelles adultes et *yearlings* sont des prédicteurs continus, les familles sont un facteur aléatoire, et la saison, l'âge et l'état reproducteur sont des facteurs. Le tableau ne montre que les facteurs significatifs. *GLM analysis with overlap rate between two consecutive seasons as the dependant variable, adult and yearlings number as continue predictor, , season(3 modalities), age (2 modalities) and reproductive status (2 modalities) as the three fixed factors and family considered as a random effect.*

| Modèle | F | dll | P |
|------------------------|---|-----|---------|
| Recouvrement-95 | $R^2 = 0,35$; $F_{17,54} = 3,34$; $p < 0,001$ | | |
| Famille | 3,72 | 14 | < 0,001 |
| Saison | 4,53 | 2 | 0,015 |
| Yearl. | 9,56 | | 0,003 |
| Recouvrement-50 | $R^2 = 0,21$; $F_{16,55} = 2,17$; $p = 0,017$ | | |
| Famille | 1,89 | 14 | 0,047 |
| Alim. | 7,18 | 2 | 0,002 |

Les autres facteurs étudiés ne semblent pas influencer le recouvrement à 95% ($0,97 < p < 0,25$).

Le taux de recouvrement entre les DV-S estimés à 50% est dépendant des familles et des ressources alimentaires disponibles. Une absence de fructification forestière amène un TR faible ($N = 25$, TR-50 =

18,9%) par rapport à une fainée (N= 28, TR-50 = 31,3%) ou une glandée (N= 19, TR-50 = 35,3%). Les tests post-hoc indiquent une différence significative ($p = 0,026$) et marginalement significative ($p = 0,072$) entre, respectivement, une année caractérisée par une glandée et une fainée, par rapport à une année sans production forestière.

Les autres facteurs étudiés ne semblent pas influencer le TR-50 ($0,87 < p < 0,20$).

b) Description des domaines vitaux entre les années

1. Evolution des DV entre deux années successives. La distance moyenne entre les centroïdes des DV-A est de 633 mètres.

Qu'une femelle hérite du statut de matriarche ou qu'il s'agisse de la même femelle suivie sur deux années, la distance séparant les centroïdes des DV-A n'est pas significativement différente ($t_{1,39} = -0,15$; $p = 0,88$) (Tableau 39). En revanche, pour les femelles qui héritent du statut de matriarche, le TR entre les DV-A est plus faible (TR-95 : $t_{1,39} = -2,18$; $p = 0,034$ et TR-50 : $t_{1,39} = -1,74$; $p = 0,088$).

Tableau 39 : Taux de recouvrement (moyenne et 95%IC) à 95% et 50% entre deux années en période Hors-Chasse et en période de Chasse, moyennes géométriques (min-max) des distances (Km) entre les moyennes harmoniques des centroïdes et corrélation entre le taux de recouvrement et la distance. Ces paramètres sont calculés pour les individus qui quittent la famille, les individus qui héritent du rang de matriarche et pour un même individu entre les deux années. *Percentage of overlap (mean and 95%CI) between annual home-range in non-hunting period (DV-HC) and in hunting period (DV-C), geometric mean (min-max) distances (Km) between harmonic mean centres and correlation between overlap rate and geometric distance. Parameters were calculating for the same individual between the two years, individual that leaved their family and for individual that inherit of matriarch status.*

| Saisons | N | Recouvrement | | Distance | Corrélation | |
|----------------------|----|---------------|---------------|-------------------|-------------|---------|
| | | 95% | 50% | | 95% | 50% |
| DV-HC | | | | | | |
| séparation du groupe | 12 | 55,91 (46-65) | 52,44 (37-68) | 0,292 (0,04-3,58) | - 0,56 | -0,37 |
| Héritage | 10 | 35,19 (25-45) | 13,87 (0-30) | 0,261 (0,04-3,11) | 0,13 | -0,55 |
| Individus | 31 | 47,57 (42-53) | 30,34 (20-39) | 0,658 (0,09-3,38) | - 0,41* | -0,48** |
| DV-C | | | | | | |
| Séparation du groupe | 4 | 67,77 (52-83) | 66,29 (39-93) | 0,508 (0,05-1,32) | -- | -- |
| Individus | 13 | 45,16 (36-53) | 25,66 (11-40) | 0,712 (0,07-4,43) | - 0,13 | - 0,44 |

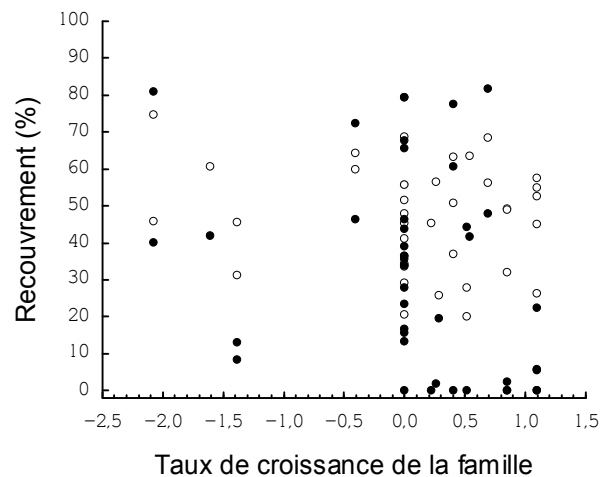
La distance séparant deux DV-HC n'est pas significativement différente de celle qui sépare deux DV-C ($t_{1,13} = 1,01$; $p = 0,33$). De la même façon, aucune variation significative des TR (à 95% et à 50%) entre deux DV-HC et entre deux DV-C n'apparaît (TR- 95 : $t_{1,13} = -0,94$; $p = 0,36$ et TR-50 : $t_{1,13} = -0,65$; $p = 0,53$).

D'une manière générale, la distance entre deux DV et le TR-95 ne semble être influencée ni par la saison (HC et C), ni par les ressources alimentaires disponibles et, ni par le taux d'accroissement de la famille (dist. : $R^2 = 0,05$; $F_{4,35} = 0,52$; $p = 0,72$ et TR-95 : $R^2 = 0,01$; $F_{4,35} = 0,16$; $p = 0,95$). En revanche, le taux d'accroissement de la famille influence négativement le TR-50 ($R^2 = 0,07$; $F_{1,39} = 4,33$; $p = 0,043$, $r = -0,31$) (Figure 47).

Pour une femelle suivie pendant deux années consécutives, la taille du DV-95 entre les deux années évolue peu, avec un accroissement de 11,3% (IC : -5,2% - 27,9%) en période HC et une réduction de -7% (IC : -31,3% - 16,7%) en période C. La même tendance d'évolution est observée pour la taille des DV-50 (Accroi. HC : 4,8% ; IC : -11,3% - 20,9% et accroi. C : -3,6% ; IC : -26,9% - 19,7%).

Ni le taux de croissance de la famille, ni la saison (HC et C) et ni les ressources alimentaires ne semblent influencer l'évolution de la taille des DV-95 ($0,42 < p < 0,11$) et DV-50 ($0,74 < p < 0,16$).

Figure 47 : Relation entre le recouvrement des DV (rond vide : recouv. 95% et rond plein : recouv. à 50%) et le taux de croissance de la famille. *Relation between overlap rate (%) of home range (white circle= 95% of home-range and black circle = 50% of home-range) and the family instantaneous growth rate.*



Pour les individus qui héritent du statut de matriarche (N=10), l'évolution de la taille du DV-HC suit deux patrons posés :

- 3 femelles augmentent très fortement la taille du DV (DV-95 : 570% et DV-50 : 470%) ;
- les 7 autres femelles réduisent la taille du DV (DV-95 : -47% et DV-50 : -59%).

Les 3 femelles qui accroissent la taille du DV sont toutes des adultes, alors que parmi les 7 femelles qui le réduisent, 6 sont des femelles *yearlings*.

Pour les familles qui se séparent ([Chapitre 2.2](#)), la distance entre les DV et le TR des DV est indiquée dans le [Tableau 41](#). Il est intéressant de souligner que la distance des centroïdes est faible et les TR-95 et TR-50, autant en période HC que de C, sont élevés. Ces derniers résultats indiquent que les femelles des familles qui se séparent occupent pratiquement le même DV mais à des moments différents ([Figure 48e](#)).

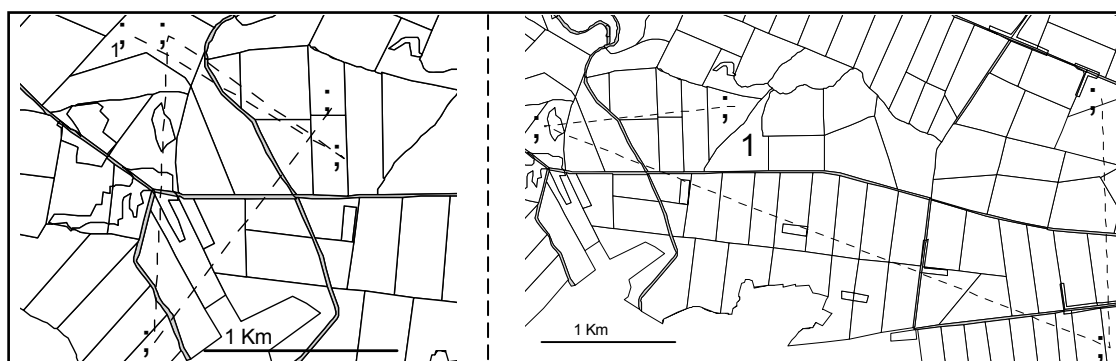
2. Evolution des DV sur plusieurs années. Les familles suivies sur plusieurs années sont assez fidèles à leur DV comme l'atteste la série de figures qui suit ([Figure 48, 49, 50](#)). Bien qu'une corrélation positive ($r = 0,35$; $p = 0,021$) existe entre la distance séparant le 1^{er} centroïde HC (1^{ère} année de suivi de la famille) et les centroïdes HC des années qui suivent, après 5 ans, la distance moyenne est de 2,2 km entre les centroïdes HC ([Figure 49a](#)). L'effet de la famille sur la distance entre les centroïdes est faiblement significatif ($F_{10, 23} = 2,27$; $p = 0,051$) : les familles 7 et 12 possèdent une distance moyenne par rapport au 1^{er} centroïde plus importante que les autres ([Figure 49a](#)).



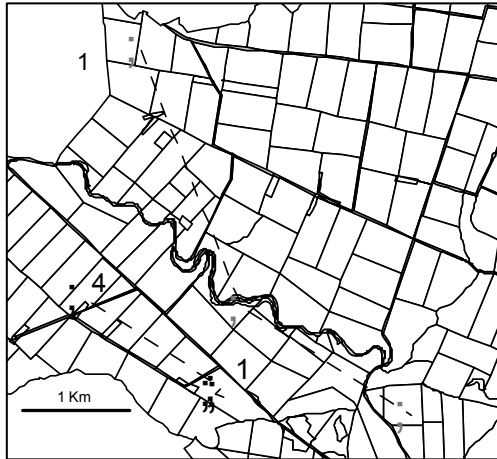
(a) Famille 10 : Centroïdes des DV-HC et DV-C sur une durée de 5 ans



(b) Famille 12 : Centroïdes des DV-HC et DV-C sur une durée de 7 ans

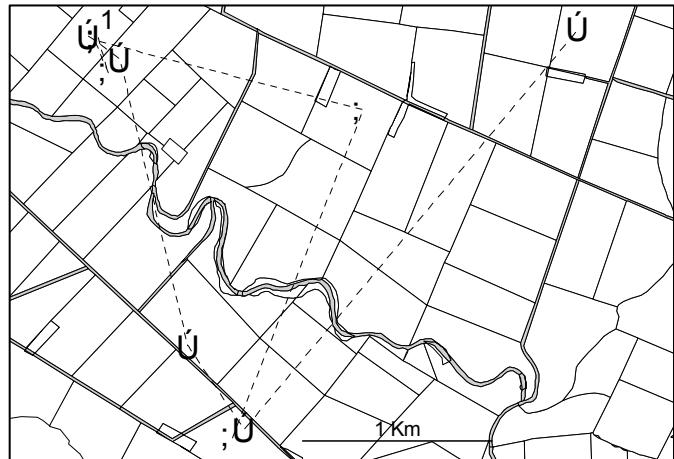


(c) Famille 15 : Centroïdes des DV-HC et DV-C sur une durée de 5 ans



(d) Famille 17

Centroïdes des DV-HC (maisons noires) et DV-C (maisons grises) sur une durée de 4 ans.



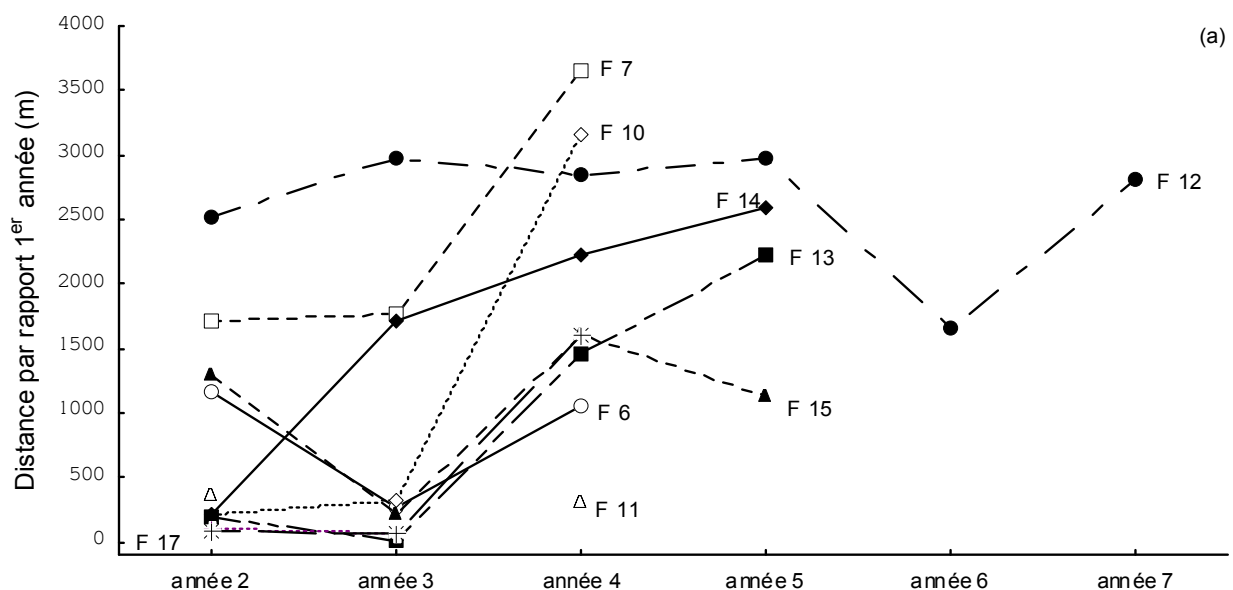
(e) Famille 13 et 14

Centroïdes des DV-HC de la famille 13 (maisons noires) et de la famille 14 (étoiles vides) sur une durée de 5 ans.

Figure 48 : Sédentarité des DV en période de Chasse (DV-C) et en période de Hors-Chasse (DV-HC) entre plusieurs années consécutives, pour quelques familles. *Home-range sedentary during hunting (DV-C) and non-hunting period (DV-HC) between many consecutive years, for some families.*

La part de variabilité, expliquée par les paramètres "année" et famille, sur la distance entre les centroïdes, est correcte ($R^2 = 0,47$; $F_{11,23} = 3,73$; $p = 0,004$).

Le TR entre le 1^{er} DV-HC et les DV-HC des années suivantes décroît progressivement, pour n'être, au bout de 5 ans, plus que de 10% (DV-95 ; $r = -0,44$; $p = 0,009$) et de 0% (DV-50 ; $r = -0,45$; $p = 0,006$). Les effets de la famille (Figure 49b) sur les taux de recouvrement ne sont pas significatifs ($p_{\min} = 0,23$). Les corrélations entre la distance des centroïdes des DV-HC et les TR sont très significatives ($r_{\min} = -0,68$; $P < 0,001$).



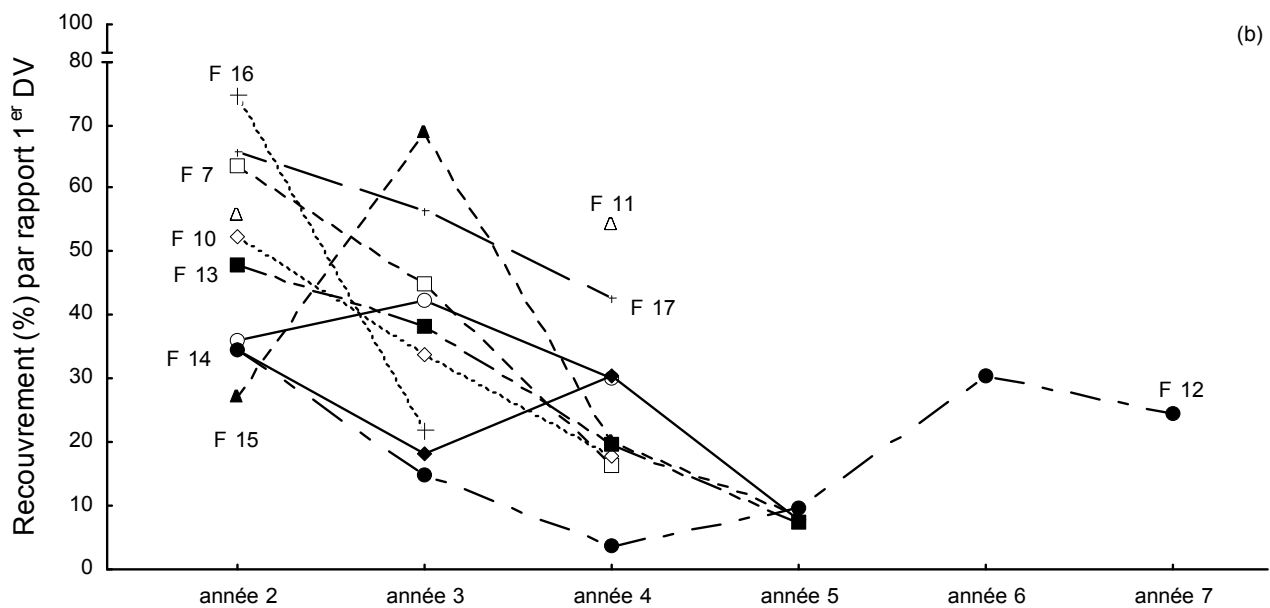


Figure 49 : Distances (m) entre les moyennes harmoniques des centroïdes (a) et le taux de recouvrement (b) entre la 1^{ère} année de suivi et les années suivantes, en période Hors-Chasse. Les familles sont représentées par F et leur numéro. *Distances (m) of the harmonic mean centres (a) and the percentage of overlap (b) between the first year of telemetry data and consecutive years, during the non-hunting period. Families were indicated by F and their number.*

La taille des DV moyens à 95% diffère entre les familles ($F_{10, 33} = 2,69$; $p = 0,015$). La différence de taille des DV, entre les familles, résulte probablement de l'effet du nombre d'adultes présents dans le groupe familial à une année donnée. Bien que l'accroissement de la taille des DV varie en fonction des familles ($F_{10, 22} = 2,39$; $p = 0,042$), l'effet de l'année n'influence pas celui-ci ($r = 0,28$; $p = 0,12$).

La distance séparant, en période C, le 1^{er} centroïde et les centroïdes des années suivantes ne varie pas significativement entre les années (Figure 50a ; $r = 0,005$; $p = 0,97$). En revanche cette distance fluctue en fonction des familles ($F_{9, 11} = 4,05$; $p = 0,016$). Les TR entre le 1^{er} DV-C et les DV-C des années suivantes ne varient pas significativement entre les années (Figure 50b), avec des TR-95 de 40% et des TR-50 de 20%. Bien que la famille n'influence pas le TR-95 ($F_{9, 11} = 0,48$; $p = 0,86$), ce paramètre est significatif au niveau du TR-50 ($F_{9, 11} = 10,26$, $p < 0,001$).

Pour les DV-C à 50%, les familles 3, 6, 15, 16 et 17 ont un TR d'environ 40%, alors que celui des familles 10, 11, 12, 13 et 15 est proche de zéro. Aucune des corrélations entre la distance des centroïdes des DV-C et les TR n'est significative ($r_{\max} = -0,19$; $p = 0,38$).

La taille des DV-C moyens à 95% diffère entre les familles ($F_{9, 21} = 3,96$; $p = 0,004$). Comme pour l'évolution de la taille des DV-HC, l'accroissement de la taille des DV-C varie en fonction des familles ($F_{9, 11} = 4,92$; $p = 0,008$), mais l'effet de l'année n'influence pas celui-ci ($r = 0,21$; $p = 0,27$).

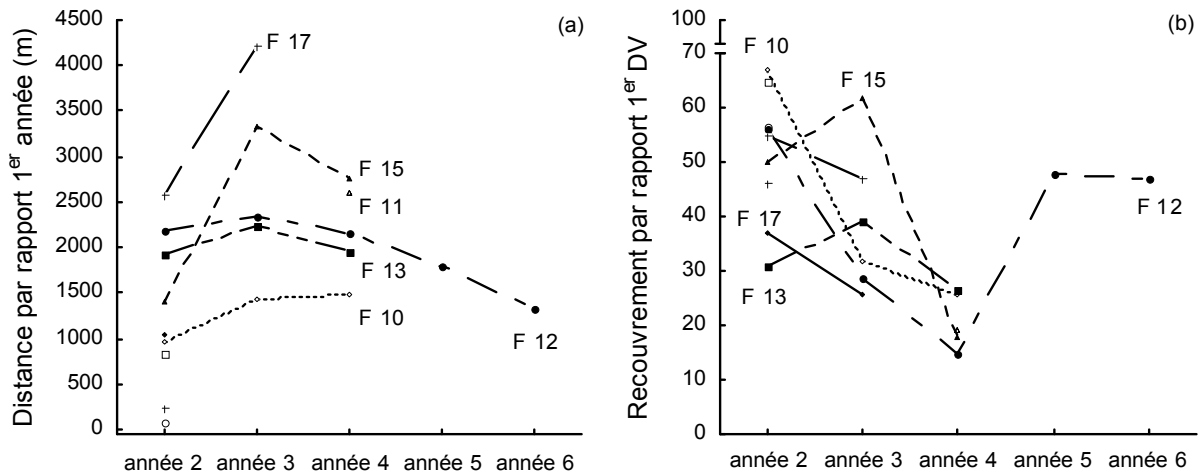


Figure 50 : Distances (m) entre les moyennes harmoniques des centroïdes (a) et le taux de recouvrement (b) entre la 1^{ère} année de suivi et les années suivantes, en période de Chasse. Les familles sont représentées par F et leur numéro. *Distances (m) of the harmonic mean centres (a) and the percentage of overlap (b) between the first year of telemetry data and consecutive years, during the hunting period. Families were indicated by F and their number.*

IV.3 DISCUSSION

Le double objectif de cette partie a été d'étudier, dans un premier temps, le lien entre la taille du groupe familial, les disponibilités alimentaires et la taille du DV et, dans un deuxième temps, les facteurs susceptibles d'influencer la taille et la stabilité spatiale des DV. Globalement l'analyse a montré que l'occupation spatiale des familles de sangliers dépend des facteurs anthropiques, sociaux, et des variations environnementales caractérisées, ici, par les disponibilités alimentaires.

Tableau 40 : Validité des prédictions testées concernant la taille et la stabilité des DV

| Prédictions | | Validité |
|--------------------|--|-------------------|
| - Taille du DV | 1a plus réduite pour les femelles non-reproductives et <i>yearlings</i> | OUI/NON |
| | 1b plus élevée en période de chasse | OUI |
| | 1c plus réduite en période de mise-bas | Pas montré |
| - DV successifs | 2 TR important et distance entre centroïdes faible | OUI |
| - Taille du groupe | 3 corrélée positivement avec taille du DV | OUI |

La période de chasse, caractérisée par un fort dérangement d'origine anthropique, affecte autant la taille des DV que la distribution des sangliers dans la forêt d'Arc-en-Barrois, comme l'avaient précédemment montrée Brandt et al. (1998, 2005), Calenge (2000) et Calenge et al. (2002). Cependant il est nécessaire de garder à l'esprit que d'autres facteurs spéci-spécifiques (rut notamment) et environnementaux (production forestière, visibilité de l'habitat) peuvent également influencer l'occupation spatiale pendant la période de chasse. Dans ces conditions, différencier et connaître l'influence respective des facteurs qui modifient l'occupation spatiale, semblent délicat (Boitani et al. 1994).

Les ressources alimentaires présentes durant l'année et, dans une moindre mesure, celles présentes à l'entrée de l'hiver influencent la distance entre les centroïdes des DV-HC et des DV-C. Cette distance est par ailleurs assez faible (~670 m) pour un animal de cette taille. Entre ces deux périodes,

les ratios moyens des tailles des DV sont de 1,6 (DV-95%) et de 2 (DV-50%), *i.e.* légèrement inférieur à ceux trouvés par Calenge et *al.* (2002), entraînant de facto un recouvrement des zones utilisées assez faible (44% et 21%). Toutefois les familles, qui se caractérisent chacune par un nombre de femelles adultes, influencent fortement les paramètres spatiaux. Le nombre de femelles adultes, dans un groupe familial, est le facteur le plus important pour expliquer les fluctuations inter-groupes de la taille des DV et ce, quelque soit la période étudiée (HC, C, ou entre les 3 saisons).

Contrairement aux résultats obtenus dans plusieurs études (Douaud 1983, Maillard 1996), l'analyse n'a pas montré de variation de la taille des DV en fonction des saisons. Deux hypothèses complémentaires, d'ordre méthodologique, peuvent expliquer ces différences :

- Le nombre minimum de points pour estimer la taille des DV saisonniers est de 30. Ce nombre minimum oblige à sélectionner une période de mise-bas, s'étalant d'un mois avant et d'un mois après la date de parturition. Or certains auteurs soulignent (Jensen et *al.* 1987) que la période pré-partum se caractérise, généralement, par une forte activité spatiale, en raison de la recherche du lieu de mise-bas. De ce fait, l'intervalle choisit pour caractériser cette période n'est peut-être pas très judicieux, et apporte peut-être un biais.

- L'évolution de la taille des DV est analysée en tenant compte du caractère apparié des données, contrairement à l'ensemble des autres études (Douaud 1983, Maillard 1996) ; ce qui a pour conséquence une meilleure précision de l'analyse du phénomène.

Pour en terminer sur ce point, je pense qu'il y a effectivement une forte réduction de la taille du DV durant la période de mise-bas, qui doit pouvoir être mise en évidence par un découpage mensuel de la taille des DV (Maillard 1996, Massei et *al.* 1997b), ce qui nécessite cependant une méthode d'échantillonnage adéquate et une collecte de données importante.

Les tailles moyennes des DV saisonniers sont assez faibles, DV-95 < 350 ha et DV-50 < 50 ha, et équivalent à celles trouvées dans d'autres études (Douaud 1983, Maillard 1996, Massei et *al.* 1997b). Comme le soulignent certains auteurs (Boitani et *al.* 1994, Massei et *al.* 1997b) la comparaison entre la taille des DV de différentes populations est hasardeuse, car autant la durée d'étude (et donc le nombre de localisations), les facteurs environnementaux et anthropiques que la densité des populations et la structure sociale rendent son interprétation difficile (néanmoins voir Baubet 1998 pour une comparaison détaillée). Il est intéressant de souligner que la différence entre la taille des DV à 95% et à 50% est très grande, indiquant **une large distribution des individus autour de leur zone centrale. En plus du nombre d'adultes qui influence positivement la taille des DV, l'état reproducteur des femelles et les disponibilités alimentaires agissent également sur celle-ci.**

Massei et *al.* (1997b), avaient déjà soupçonné l'importance de la taille du groupe sur la taille des DV des sangliers en expliquant qu'à l'intérieur des groupes la compétition devait être forte, obligeant les individus sociaux à chercher plus de nourriture que les individus solitaires (voir d'une manière générale Wrangham et *al.* 1993, Gillespie & Chapman 2001).

Les résultats obtenus dans cette partie peuvent s'expliquer par cette hypothèse. De plus, les résultats obtenus, ici, couplés à ceux du Chapitre 3.1, permettent d'expliquer pourquoi les femelles, qui ne se

reproduisent pas et donc qui quittent temporairement le groupe matriarcal pour vivre seules, possèdent un DV plus faible.

Bien que la période d'activité alimentaire soit principalement nocturne, les fructifications forestières influencent "positivement" la taille des DV journaliers. Ainsi, **une absence de fructification forestière réduit la taille des DV, par rapport à une année caractérisée par une fainée ou une glandée pour les DV-95** (pour les DV-50, l'influence du facteur alimentaire suit la même tendance $p = 0,077$). Ce résultat est en accord avec ceux de Massei et al. (1997b), mais en contradiction avec ceux d'autres auteurs (Singer et al. 1981, Janeau & Spitz 1984, Maillard 1996). Pour expliquer ce phénomène, une hypothèse, relative aux théories de l'*optimal foraging* (Charnov 1976), pourrait être envisagée : cette hypothèse postule qu'il existe un seuil au delà duquel les dépenses nécessaires à la recherche de nourriture ne compensent pas les bénéfices que procurent l'exploitation des ressources nouvellement découvertes. Ainsi, une femelle en quête de nourriture accroît son DV. Toutefois, à partir d'un certain nombre de déplacements et donc d'une certaine dépense d'énergie, les bénéfices, que procure l'exploitation des ressources alimentaires, deviennent insuffisants. Dans ce cas, une stratégie visant à réduire la zone exploitée et donc le DV pourrait devenir plus optimal. Cette dernière stratégie pourrait être adoptée pour "contrer" l'absence de fructification forestière. Dans le cadre de l'étude, l'hypothèse semble être vérifiée, car le paramètre d'auto-corrélation qui traduit comment se déplace l'individu à l'intérieur de son domaine (Hansteen et al. 1997, Mauritzen et al. 2001) tend à être affecté par les disponibilités alimentaires ($p = 0,059$).

A l'instar des nombreuses recherches (Gillespie & Chapman 2001, Revilla & Palomares 2002), concernant la mise en évidence sur le terrain de l'hypothèse de la dispersion des ressources (RDH) (Carr & Macdonald 1986) et de l'hypothèse des contraintes écologiques (Wrangham et al. 1993), **les résultats montrent une corrélation entre la taille du DV, la taille du groupe et les disponibilités alimentaires**. Quant à savoir quel facteur influence l'autre initialement (e.g. si la taille du groupe influence la taille du DV ou l'inverse), je pense que les connaissances actuelles sur le sanglier ne permettent pas d'y répondre.

Pendant l'année, la distance entre les centroïdes des DV saisonniers est inférieure à 700 m, traduisant un faible déplacement de la zone centrale. Aucun des paramètres étudiés ne semble affecter ces distances. En revanche, les recouvrements des DV saisonniers, qui sont de ~45% pour les DV-95 et de ~25% pour les DV-50, sont dépendants de plusieurs paramètres.

- **la famille** influence fortement les TR-95 et TR-50, ce qui indique que chaque famille adopte une stratégie qui lui est plus ou moins propre ($8\% < \text{TR-95} < 62\%$ en fonction des familles).

Les trois autres facteurs qui affectent les TR sont :

- **la saison** et le **nombre de femelles yearlings** pour les TR-95. Le recouvrement entre deux saisons consécutives (mise-bas/élevage, élevage/post-sevrage) est légèrement plus important que le recouvrement entre la mise-bas et la période post-sevrage. Le nombre de femelles *yearlings* est corrélé négativement avec le TR-95. Bien que ce nombre n'influence pas la taille des DV, un accroissement du nombre de femelles *yearlings* entraîne probablement une élévation de la compétition intra-groupe. L'augmentation de la compétition entre les femelles pourrait amener le groupe matriarcal à se déplacer d'avantage, diminuant ainsi le TR.

- les **disponibilités alimentaires** pour les TR-50. Le taux de recouvrement à 50% est plus faible lorsque les fructifications forestières sont manquantes. Ainsi, en leur absence, les groupes matriarcaux cherchent une nourriture, sans forcément augmenter la taille des DV, ce qui diminue le TR (~12%). Lors d'une production forestière, le TR (~30%) augmente, mais reste assez faible. Il est surprenant de constater que les TR à 95% et à 50% ne sont pas régis par les mêmes facteurs, ce qui suppose des stratégies différentes dans l'occupation spatiale à grande ou à petite échelle.

Entre deux années, les femelles et les familles sont caractérisées par une forte sédentarité (Vassant et al. 1992, Maillard 1996) autant au niveau de la période HC, qu'au niveau de la période C. Pour une femelle, la distance entre les centroïdes, entre deux années, n'est que de 700m, ce qui ne diffère pas de la distance entre deux saisons. Aucun des paramètres étudiés n'influence cette sédentarité, ni au niveau de la distance, ni au niveau du TR-95. En revanche, une corrélation négative entre le taux de croissance du groupe matriarcal (Chapitre 2.1) et le TR-50 est constatée. Cette relation est difficilement interprétable, car la taille des DV-50 (mais également à 95%) n'est pas influencée par le taux de croissance.

Il est intéressant de souligner que le TR-95 est plus faible (même tendance pour le TR-50) si la femelle matriarche diffère entre deux années. Ainsi, **il semblerait que par sa présence une femelle matriarche stabilise l'occupation spatiale du groupe**. En son absence, les individus de la famille restent cantonnés sur le même secteur (distance entre centroïdes faibles) mais modifient leurs comportements spatiaux. Néanmoins, il existe une forte variabilité entre les familles, ce qui ne permet pas de dégager une tendance très claire de l'impact d'un changement de matriarche (Chapitre 2.2).

Lors de suivis à plus long terme, les résultats indiquent que les familles se déplacent peu par rapport à leur première année d'étude. Pour les familles étudiées sur 5 ans, la distance moyenne entre les centroïdes n'est que de 2200m, confirmant le caractère sédentaire qu'adoptent les femelles en milieu forestier. Le taux de recouvrement des DV à la chasse, contrairement à celui de la période HC, n'est pas corrélé avec la durée de suivi. Cette absence de corrélation indique que les familles occupent toujours, plus ou moins les mêmes zones, en période de C....

Pour terminer sur l'occupation spatiale, il est fortement probable que des variations environnementales **importantes** (de température, mais aussi pluviométrique) entre les années (Caley 1997, Massei et al. 1997b, Dexter 1999), voire même entre les saisons, influencent plusieurs variables spatiales précédemment étudiées (distance entre les centroïdes, TR, accroissement). Bien que non prise en compte dans l'analyse, la sécheresse de l'année 2003, sur le massif forestier d'Arc-en-Barrois, a profondément modifié les comportements spatiaux des individus, mais également des familles (familles 11, 12 et 13 notamment). Il en résulte la découverte de nouvelles zones très éloignées du massif forestier. De telles perturbations, qui risquent de se reproduire fréquemment dans le futur et ce, même d'après les modèles les plus optimistes, peuvent dans le cas du sanglier entraîner la colonisation de nouveaux milieux, ou, du moins une modification des contacts entre les individus, ce qui en cas d'épidémie pourrait devenir problématique...



DISCUSSION DU CHAPITRE

Dans la population forestière d'Arc-en-Barrois, les sangliers ont adopté une stratégie de vie en groupe entre individus apparentés génétiquement. Ces formations, constituées généralement d'un nombre assez faible de femelles, adultes et/ou *yearlings*, pratiquent un élevage coopératif facultatif.

Cet élevage coopératif ne peut se produire que si les femelles synchronisent entre elles leur reproduction. La [partie 1](#) de ce chapitre, a montré que la synchronisation est forte entre les femelles de même âge et en revanche quasi-inexistante entre les femelles adultes et les *yearlings*. En absence de synchronisation des dates de parturition, le groupe se sépare. Ainsi la majorité des 33% des femelles *yearlings* qui se reproduisent quitte le groupe matriarcal, alors que celles qui ne se reproduisent pas y restent. En revanche, pour une femelle adulte, l'absence de participation à un épisode reproductif entraîne également une scission du groupe. Deux conclusions importantes se dégagent de cette étude :

1. La probabilité que le groupe familial éclate, en fonction d'une désynchronisation dans les dates de parturition, diffère suivant l'âge des femelles ([Figure 36](#)). Ainsi le groupe familial a une chance sur deux de se séparer si le décalage dans les dates de mise-bas est d'environ :

- 30 jours dans les groupes constitués de femelles adultes.
- 70 jours (soit le double de temps) dans les groupes constitués de femelles adultes et de femelle *yearlings* qui se reproduisent. Comment expliquer cette différence ?

Dans le [Chapitre 3.1](#), deux hypothèses sont avancées :

- Une femelle adulte, qui n'arrive pas à synchroniser sa date de mise-bas avec les autres femelles du groupe, possède probablement des conditions phénotypiques moins bonnes. Il en résulte, une différence de budget-temps entre les femelles, entraînant une ségrégation du groupe.

- Une femelle *yearling* qui se reproduit pour la première fois manque de comportement maternel. En restant avec la ou les femelle(s) adultes, elle peut bénéficier de l'expérience de ces femelles pour mieux élever ses jeunes, ce qui permet d'optimiser sa *fitness*. Les femelles adultes, étant apparentées avec les femelles *yearlings*, augmentent alors leur *fitness* indirecte.

Bien que ces deux hypothèses semblent être correctes, les connaissances acquises aux [Chapitre 2 et 3](#) permettent de formuler des hypothèses complémentaires :

- Le nombre de femelles adultes dans le groupe diminue la taille de portée des femelles ([Chapitre 2.4](#)) et donc la *fitness* directe. Si une femelle met bas plus tard que les autres, cela diminue la compétition intra-groupe. Cette réduction dans la compétition entre les individus du groupe (entre femelles adultes, mais également entre marcassins) augmente probablement la *fitness* directe des femelles.

- La présence et le nombre de femelles *yearlings* augmentent le taux de croissance des jeunes ([Chapitre 3.2](#)). Ainsi, si une femelle *yearling* se reproduit, même beaucoup plus tard que la femelle adulte, il peut être bénéfique, pour la femelle *yearling*, mais aussi pour la femelle adulte, que le groupe familial reste stable. Dans ce dernier cas, les jeunes bénéficieront d'un meilleur taux de croissance ([Chapitre 3.2](#)) et probablement d'un meilleur taux de survie ([Chapitre 2.4](#)).



Ainsi une femelle adulte serait plus "tolérante" à une absence de synchronisation dans les dates de parturition :

- avec une femelle *yearling*, car elle accroît son *inclusive fitness*
- qu'avec une femelle adulte, où elle diminue probablement sa *fitness* directe

De plus, la date de mise-bas des femelles *yearlings* est quasi fixe, vers le début juin. De cette façon, et c'est l'hypothèse qui conclut le [Chapitre 2.3](#), ce sont les femelles adultes, en contrôlant leur date d'entrée dans un épisode reproductif, et donc leur date de parturition, qui influencent la synchronisation ou non et, par conséquent, la stabilité du groupe avec les femelles *yearlings*. D'après ces différentes hypothèses, il est possible d'envisager que les femelles adultes adoptent des stratégies visant à retenir les femelles *yearlings* (qui sont leur filles ou leur nièces) au sein de la structure matriarcale pour optimiser autant leur *fitness* directe qu'indirecte ([Discussion générale](#)).

2. La stabilité sociale est-elle suffisamment bénéfique pour justifier une synchronisation des laies en gésine, à l'intérieur des groupes familiaux ? A travers ce chapitre, aucun bénéfice net, hormis celui d'accroître la taille des DV, n'a été détecté pour expliquer l'union de plusieurs femelles adultes. L'augmentation de la taille des DV peut-elle traduire, seule, ces bénéfices ?

Certes, un plus grand DV permet d'accéder à plus de ressources (alimentaires, zone de quiétude, hydriques) mais pour que celui-ci soit vraiment bénéfique, il faudrait que ces ressources soient en nombre limité.

- pour les ressources hydriques, bien que la pédologie du secteur soit de type calcaire, il est peu probable que celles-ci constituent un facteur limitant dans une année "normale".

- les zones de quiétude sont également nombreuses sur le massif. Certes elles ne sont pas de même qualité, mais il semble peu envisageable qu'elles constituent une ressource "épuisable" en période d'élevage. En revanche, en période de chasse ces zones peuvent devenir un facteur limitant ([Douaud 1983](#)).

Les femelles adultes ne se réuniraient-elles, alors, que pour accéder plus facilement aux ressources alimentaires ?

L'hypothèse est très alléchante, surtout en période d'élevage où la qualité et la quantité de la nourriture influencent fortement la *fitness* des individus. La compétition inter-groupes dans l'exploitation d'une ressource alimentaire, à un instant et un lieu précis, est un phénomène fréquemment observé ([Mauget 1980](#), [Delcroix 1989](#), [Maillard et al. 1995a](#), et pour la population d'Arc-en-Barrois [Vassant & Breton 1986](#)). Certains auteurs emploient même les termes de relation de hiérarchie sociale entre les groupes ([Maillard 1995](#)), voire d'une territorialité spatio-temporelle ([Mauget et al. 1984](#)). Il est difficile de vraiment trancher sur la validité de cette hypothèse, plusieurs résultats de mon étude la soutiennent, mais je pense qu'il faut rester prudent. D'autant qu'une hypothèse alternative/complémentaire peut être avancée pour justifier d'une synchronisation à un épisode reproductif et donc d'un regroupement de femelles adultes pendant la période d'élevage.

Cette nouvelle hypothèse, à l'inverse de la précédente qui centralise les bénéfices d'un regroupement vers les femelles adultes, dirige, cette fois, les bénéfices vers les jeunes ([Lewis & Pusey 1997](#)). Le



Chapitre 3.2 s'est intéressé à l'un de ces bénéfices potentiels, le taux de croissance des juvéniles. Le taux de croissance des marcassins ne semble pas dépendre du nombre d'adultes dans le groupe familial. En revanche, l'interaction entre le nombre de femelles adultes et les femelles *yearlings* influence, d'une manière positive, le taux de croissance. Au moins trois autres bénéfices potentiels, pour les jeunes, peuvent également émerger d'un élevage coopératif entre les femelles adultes :

- **un meilleur taux de survie.** L'influence de la taille du groupe sur la survie des jeunes est un phénomène très répandu (Reiter et al. 1978, Estes & Estes¹ 1979) et pourrait se traduire chez le sanglier via (i) une meilleure vigilance/défense par rapport aux renards (prédateurs des jeunes), (ii) une meilleure thermorégulation, (iii) des phénomènes d'adoption (Delcroix 1989, Chapitre 1.4) et des comportements de *baby-sitting* (Delcroix 1989, Chapitre 1.4).

- **une meilleure qualité phénotypique des jeunes.** La qualité des jeunes pourrait être affectée par un élevage coopératif en considérant la possibilité de comportements d'*allosucking* (Delcroix 1989). Puisque énergiquement parlant, la lactation est un phénomène très coûteux pour les femelles (Clutton-Brock 1991), la valeur adaptative des comportements d'*allosucking* reste, actuellement, difficilement explicable (Packer et al. 1992, Roulin 2002). Est-ce du parasitisme social (Ekwall 1998), des gains de *fitness* inclusive (Packer et al. 1992), ou des bénéfices immunologiques (Roulin & Hebb 1999) ?

Dans le cas des sangliers de la population d'Arc-en-Barrois, il est possible d'envisager que les jeunes qui bénéficient de comportement d'*allosucking*, vont acquérir un meilleur système immunitaire (Roulin & Hebb 1999). Ainsi, les marcassins vont accroître leur qualité phénotypique. Les femelles étant apparentées, si de tels comportements existent, les femelles adultes, en aidant les jeunes apparentés, augmentent leur *inclusive fitness*.

- **une meilleure socialisation des jeunes.** Initialement formulée par Delcroix (1989), cette hypothèse n'a, à ma connaissance, jamais été testée.

Pour conclure, je pense que les femelles synchronisent leur épisode reproductif uniquement pour stabiliser le groupe familial. Cette stabilité permet alors d'élever les jeunes dans une organisation sociale possédant un nombre optimal de femelles adultes et un nombre maximal de femelles *yearlings*, ce qui induit une meilleure acquisition des ressources alimentaires et l'émergence de comportements alloparentaux.

Etre ou non sociable pour une femelle *yearling*... Les femelles *yearlings* peuvent se reproduire à un an (Mauget 1980), mais dans la population d'Arc-en-Barrois, seulement 33% de celles-ci le font (Kaminski et al. 2005).

Le Chapitre 3.3 montre que la *fitness* directe à 2 ans des femelles multipares, c'est-à-dire des femelles qui se sont déjà reproduites à un an, est supérieure aux femelles primipares, c'est-à-dire aux femelles qui se reproduisent pour la première fois à deux ans. Ainsi, les femelles multipares ont "deux portées pour le prix d'une !". Pourquoi alors toutes les femelles *yearlings* ne se reproduisent-elles pas ? Cette question prend d'autant plus de sens que la pression d'origine anthropique exercée sur la

¹ Dans cette étude sur les gnous la synchronisation des parturitions et l'élevage coopératif influencent directement le taux de mortalité des jeunes.



population d'Arc-en-Barrois est très forte. Une femelle *yearling* a environ un risque sur deux de se faire tuer (Chapitre 2.1) !

Pour les femelles *yearling*, il existe un double coût à se lancer dans un épisode reproductif :

- un **(faible) coût phénotypique**. Les femelles qui se reproduisent perdent du poids en raison des fortes dépenses énergétiques liées à la lactation (Chapitre 3.3). Au printemps suivant, la différence de poids avec les femelles qui ne se sont pas reproduites est faible et non significative. Toutefois l'effet d'une première reproduction à plus long terme, sur les conditions phénotypiques et sur les autres traits d'histoires de vie, est inconnu (pour une étude sur un autre ongulé, Festa-Bianchet et al. 1995).

En raison du coût phénotypique et du poids seuil nécessaire pour être cyclique (Mauget 1980), ne peuvent se reproduire que des femelles étant déjà en bonnes conditions phénotypiques (Chapitre 2.3 et 2.4). Pour résumer, "Qui possède/capitalise..., peut se permettre de... !" ; en cela, les laies, peuvent être qualifiées d'individus adoptant une stratégie de reproduction par capitalisation (*capital breeder*).

- un **coût social ?** Les femelles, qui se reproduisent, quittent dans les trois-quarts du temps le groupe matriarcal (Chapitre 2.3). Toutefois, la scission du groupe est dépendante du nombre de femelles *yearlings* (Chapitre 2.2). Si la femelle *yearling* est seule et si elle se reproduit, elle reste dans le groupe matriarcal. Dans ce cas, il n'y a aucun coût social et la femelle peut bénéficier de comportements alloparentaux. En revanche, si les femelles *yearlings* sont en nombre important (>2), elles quittent le groupe et ce, même si une seule femelle se reproduit (Chapitre 2.3 et 3.1). Or, pour les espèces ayant adoptées une structure matriarcale, la dispersion des femelles est généralement coûteuse car elle s'accompagne d'un fort taux de mortalité et d'une intolérance socio-spatiale des animaux non apparentés (Clutton-Brock et al. 1982a, Hoogland 1995). De plus, les soins alloparentaux seront faibles, augmentant probablement la mortalité juvénile. **La dispersion est-elle réellement coûteuse pour les femelles *yearlings* ?**

- (i) La mortalité naturelle des femelles *yearlings* est difficilement testable. Estimer la mortalité occasionnée par à la chasse, en fonction du paramètre social (vivre dans un groupe matriarcal vs vivre entre femelles *yearlings*), semble également peu réalisable. Cependant, aucune différence dans le taux de mortalité à 2 ans n'a été trouvé entre une femelle *yearling* qui s'est reproduite et une femelle *yearling* qui ne s'est pas reproduite.

- (ii) L'analyse n'a montré aucun effet de l'âge sur la taille du DV. Toutefois, dans le cas de conflit inter-groupe pour acquérir une ressource sur un lieu donné, les groupes composés de femelles *yearlings* semblent être désavantagés par rapport au groupe comportant des femelles adultes (Chapitre 3.4). Bien que l'analyse se soit focalisée uniquement sur les ressources alimentaires, le même phénomène devrait apparaître dans l'exploitation des autres ressources.

- (iii) si les femelles *yearlings* quittent le groupe matriarcal, aucunes de celles-ci ne possèdent d'expériences dans les comportements maternels. De plus, comme le nombre de femelles allaitantes est réduit (Chapitre 2.3 et 3.1), les comportements *allosucking* et d'adoptions ne peuvent être envisagés sans compromettre la survie de leurs propres marcassins (Delcroix 1989). Ainsi, les seuls soins alloparentaux, qui peuvent être attendus, sont les comportements de *baby-sitting*. La mortalité juvénile étant importante en été (Spitz 1989; Massei et al. 1997a), et comme les jeunes nés de



femelles *yearlings* naissent tard dans l'année ([Kaminski et al. 2005](#)), le taux de mortalité de ces marcassins devrait être plus important, comme le montrent d'autres études sur les ongulés ([Guinness et al. 1978](#); [Festa-Bianchet 1988](#); [Birgersson & Ekvall 1997](#))...

Delcroix ([1989](#)) conclut son étude concernant l'élevage des marcassins, en indiquant que :

- le regroupement de femelles et la synchronisation dans les dates de parturition ont pour finalité d'augmenter la survie et la socialité des marcassins.
- la compétition entre marcassins, issus de naissances désynchronisées, peut entraîner un taux de mortalité important chez les individus de cette classe d'âge.

Ainsi, en cas d'une absence de synchronisation dans les dates de mise-bas, les femelles du groupe pourraient alors se séparer pour empêcher les marcassins plus âgés de nuire à leurs descendance. Le taux de mortalité des marcassins est-il alors plus important ou plus faible en cas de scission du groupe matrilineaire, la question reste ouverte....

Pour conclure sur les coûts et les bénéfices, à court terme, d'une participation à un épisode reproductif pour les femelles *yearlings*, il semble y avoir plus de bénéfices que de coûts. Ainsi, pour les femelles qui peuvent se lancer dans un épisode reproductif, les stratégies individuelles semblent être privilégiées par rapport aux stratégies sociales ([Discussion générale](#)).

D'autres bénéfices, liés à la coopération entre les laies, existent, peut-être, mais n'ont pu être mis en évidence, au cours de cette analyse (voir au [Chapitre 4](#), par rapport aux mécanismes anti-prédateur).

Chapitre IV

Réflexion en terme de gestion...





Les populations de sangliers doivent être gérées et, compte tenu de la situation actuelle, la chasse est le seul moyen efficace, dans un premier temps, pour remédier à cela. Toutefois, cette régulation des populations d'ongulés sauvages par la chasse, et notamment par sa pratique dans certains lieux (e.g. massif forestier d'Arc-en-Barrois) me pose un problème éthique et moral.

Cette remarque étant faite, cette partie a pour objectif de donner mon point de vue concernant certaines questions récurrentes, sur la gestion et la dynamique des populations de sangliers. L'orientation de cette thèse n'a jamais été dirigée vers ces deux thématiques, aussi les réponses aux questions ne seront pas toujours accompagnées d'arguments précis.

1. La taille des groupes peut-elle être un outil de gestion ?

Dans la population forestière d'Arc-en-Barrois, les femelles de sangliers ont adopté une stratégie de vie en groupe. Celui-ci est composé en moyenne de deux femelles *yearlings* et d'une femelle adulte. Au sein du groupe, l'ensemble des individus est apparenté. Toutefois, de fortes fluctuations dans les paramètres démographiques du groupe peuvent apparaître, comme l'atteste la [Figure 13](#). Cette étude a montré que la scission entre femelles adultes est très rare ; en revanche les femelles *yearlings* peuvent, ou non, se disperser, influençant alors la taille du groupe sur plusieurs années consécutives. Les [Chapitres 2 et 3](#) montrent que les femelles *yearlings* restent dans le groupe natal, sauf si :

- (i) elles se lancent dans un épisode reproductif¹, ou si des femelles de la même cohorte, c'est-à-dire leurs sœurs ou leurs cousines, se reproduisent et si,
- (ii) il existe un décalage dans les dates de parturition entre les adultes et les femelles *yearlings*.

Ainsi, l'éclatement du groupe est effectif dans environ un tiers des cas. Il en résulte que plus les femelles *yearlings* et adultes sont préservées au moment de la chasse (*i.e.* non tuées), et plus la taille du groupe, l'année suivante, augmente.

S'appuyant sur ce constat, Vassant (1999) avait déjà proposé d'utiliser la taille des groupes comme un indicateur des effectifs de la population. Plus la taille des groupes serait importante, plus le nombre de femelles dans la population serait grand et à l'inverse, les groupes de petites tailles seraient révélateurs d'un faible effectif populationnel en femelles. Vassant (1999) souligne également que :

- les groupes de faible taille correspondent à une population jeune et de faible effectif et que,
- les groupes de grande taille sont synonymes d'une population en phase d'accroissement, mais vieillissante.

Bien qu'il soit difficile de valider ou réfuter cette dernière conclusion, le vieillissement de la population nécessite que le ratio entre le nombre de femelles *yearlings* tuées sur le nombre de femelles adultes tuées soit supérieur à un.

La [Figure 51](#) montre les variations inter-annuelles :

- du nombre de femelles (adulte et *yearling*) par groupe

¹ Les paramètres nécessaires pour que les femelles *yearlings* se lancent dans un épisode reproductif ont été analysés aux [Chapitres 2.3 et 2.4](#).



- du nombre de femelles tuées (adulte et *yearling*) pendant la saison de chasse, uniquement sur la forêt domaniale d'Arc-en-Barrois. Ces données sont obtenues en décomposant, par classe d'âge et par sexe, les résultats du tableau de chasse annuelle présenté dans la Figure 5.

Ces deux facteurs sont fortement corrélés ($r = -0,87$; $p < 0,002$) comme le confirme la Figure 52 :

(Equation 1)

$$\text{No. Femelles tuées} = 232 - \text{No. Femelles/groupe} * 47$$

Ainsi, **plus les femelles adultes et *yearlings* sont prélevées¹ et plus la taille des groupes sera faible**. En revanche plus les femelles sont préservées et plus les groupes seront de taille importante.

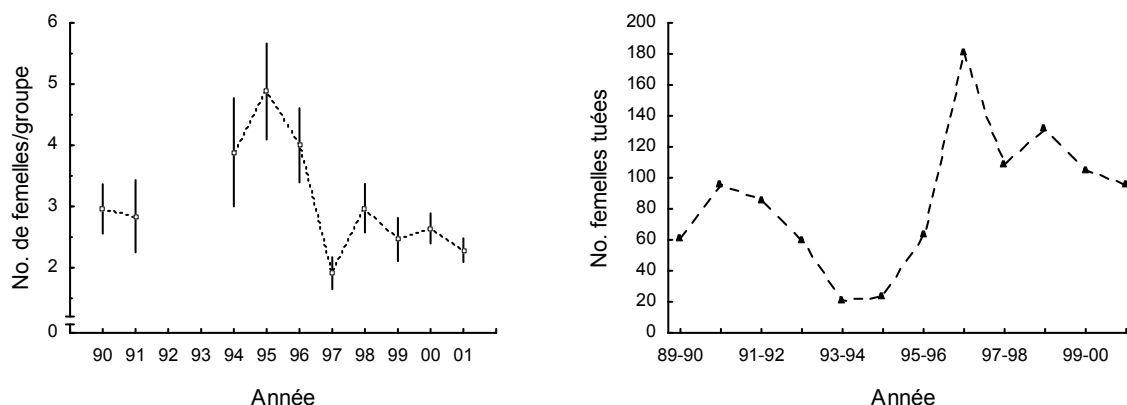
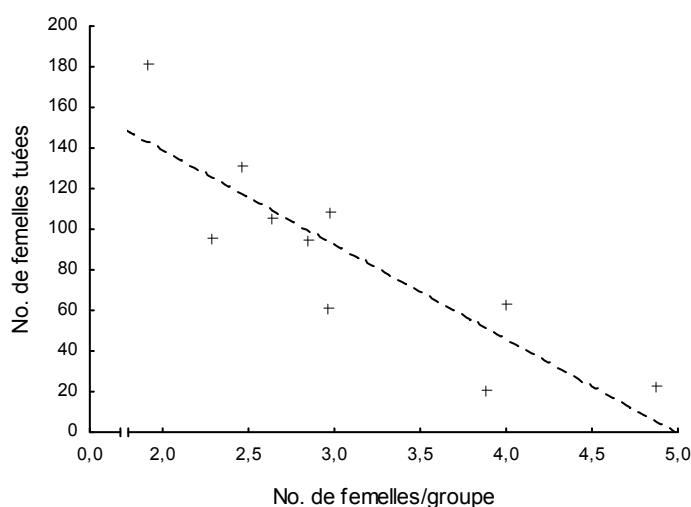


Figure 51 : Relation entre le nombre de femelles observées par groupe (No. minimum d'observations par an de 25), le nombre de femelles tuées en forêt domaniale d'Arc-en-Barrois et les années. Annual variation of the females' group size (observation min. was to 25) and of the wild sow killed in domanian forest.

Cette corrélation permet d'expliquer, en partie, les tailles de groupes importantes observées avec les individus de la famille 17 (Chapitre 1.2, Figure 13). Le suivi de cette famille, de 1994 à 1996, correspond à la période où les prélèvements, par la chasse, des femelles sont les plus faibles (Figure 51), entraînant de fait un fort taux de recrutement et une forte survie des femelles. Ces deux paramètres étant, comme soulignés au Chapitre 2.2, nécessaires à un accroissement optimal de la taille des groupes.

Figure 52 : Relation entre le nombre de femelles observées par groupe et le nombre de femelles tuées en forêt domaniale d'Arc en Barrois l'année précédente. Relationship between the number of females per group and the female number killed in domanian forest at the previous year.



¹ Les termes "prélever" ou "prélèvement" font références aux animaux tués par la chasse.

A partir des résultats obtenus au [Chapitre 2.4](#) sur les paramètres liés à la reproduction des laies, c'est-à-dire en prenant en compte la probabilité d'effectuer une reproduction par classe d'âge, la taille de portée par classe d'âge et le nombre de femelles par classe d'âge et par groupe, il est possible de déduire l'impact du nombre de femelles tuées¹, sur les effectifs l'année suivante. On obtient ainsi :

(Equation 2) **No. d'individus en moins à l'année (n+1) = 3,35 * No. Femelles tuées à l'année (n)**

Les individus *en moins* à l'année (n+1) se répartissent entre :

- les marcassins "non produit" et
- les femelles absentes de la population car tuées à l'année (n)

Ainsi, si 100 femelles sont tuées à l'année (n), l'effectif de la population baisse d'environ 335 individus l'année suivante.

A partir des équations 1 et 2 et pour une population donnée, le suivi régulier de la taille des groupes permet, d'une part, de surveiller les tendances de ce paramètre (croissance ou décroissance) et, d'autre part, de mesurer qualitativement les effets des prélèvements sur les effectifs de cette population.

Protocole d'outil de gestion (A)

En adéquation avec les objectifs des gestionnaires, l'indice **taille du groupe** (TG) peut être utilisé comme un outil de gestion pour une population forestière.

1. Quantification du nombre de femelles par groupe.

- Lieux : sur plusieurs endroits du massif forestier.
- Nombre d'observations : minimum 10 contacts visuels précis.
- Date : début du printemps et, du milieu de l'été jusqu'au début de la saison de chasse.
- Individu : laie de 1 an ou plus

2. Appréciation de l'évolution inter-annuelle de la taille des groupes.

- la TG augmente, l'effectif de la population s'accroît
- la TG diminue, l'effectif de la population baisse ou se stabilise

3. Etablir un plan de prélèvement adapté.

Ex : pour les 8500 ha de la forêt domaniale du massif d'Arc-en-Barrois ([Figure 51 et 52](#)) :

- pour **stabiliser** les effectifs de la population, le but est d'avoir une TG légèrement inférieure à son optimum
 - si TG > 3 femelles, prélever entre 110 à 120 laies
 - si TG = 3 femelles, prélever ~ 100 laies
 - si TG < 3 femelles, prélever ~ 90 laies
- pour **diminuer** les effectifs de la population, le but est d'avoir une TG inférieure à son optimum, c'est-à-dire essayer d'avoir des groupes constitués d'une ou de deux femelles. Il faut alors effectuer les mêmes prélèvements que ci-dessus en rajoutant, pour chaque catégorie, entre 40 à 50 laies à prélever en plus (baisse des effectifs de 130 à 170 individus en plus, du prélèvement initial).

¹ P(reprod. Ad.) = 0,95 ; P(reprod. Y.) = 0,33 ; Taille portée des femelles Ad = 5, Y = 3,5 ; Groupe constitué de 1/3 adultes.

**Note :**

Ce travail a montré qu'une compétition intra-groupe entre les femelles et très probablement entre les marcassins existe. Cette compétition tend à réduire l'effectif du groupe. Bien que non prise en compte dans l'équation 2, la compétition intra-groupe affecte le coef. multiplicateur (3,35) seulement quand l'effectif du groupe dépasse les trois femelles.

Cette étude a également montré qu'un autre indice, les fructifications forestières disponibles à l'automne, peut également être utilisé, par les gestionnaires, pour connaître l'évolution future de la population. Dans cette population, une production forestière à l'automne (n), caractérisée par une fainée amène le plus de variation, autant au niveau structural qu'au niveau quantitatif. Ainsi une fainée provoque :

- (i) une diminution du nombre de femelles adultes par groupe à l'année (n + 2) suite à la dispersion des femelles *yearlings*,
- (ii) une augmentation de la population à l'année (n + 2), en conséquence de la forte participation à la reproduction des femelles *yearlings*.

Protocole d'outil de gestion (B)

Les gestionnaires doivent intégrer, en plus de l'indice "taille de groupe", les fructifications forestières pour optimiser leur objectif de gestion.

1. Quantification des fructifications forestières à l'année (n).

- Lieux : estimations des productions forestières sur plusieurs endroits du massif forestier.
- ou/et Tableau de chasse : relevé des contenus stomacaux
- Modalité : absence de fructification (0/1), glandée (0/1), fainée (0/1)

2. Etablir un plan de prélèvement adapté.

Pour stabiliser la population :

- Absence de fructification : utiliser l'indice taille du groupe
- Glandée : prélever (en plus du prélèvement initial) autant de marcassins que de femelles à l'année (n+1). C'est-à-dire prélever un marcassin en plus par femelle.
- Fainée : prélever (en plus du prélèvement initial) autant de marcassins que de femelles à l'année (n+1). A l'année (n+2), prélever, en plus du prélèvement initial, un tiers de femelles *yearlings*.

2. Faut-il préserver les laies âgées ?

Les gestionnaires sont souvent confrontés aux problèmes liés à privilégier ou non le prélèvement des laies adultes. Les complications sont autant aux niveaux :

- économiques, liés aux dégâts agricoles ou/et forestiers,
- que populationnels.

**(a) Laies adultes et dégâts agricoles.**

Il est fréquent, dans le monde cynégétique et agraire (Vassant 1994), d'entendre qu'une disparition des femelles âgées amène les groupes de jeunes femelles à augmenter les dégâts dans les plaines cultivées.

Même si ce travail n'a pas analysé les déplacements nocturnes des sangliers (période quotidienne où s'effectue principalement les activités alimentaires), il apporte plusieurs éléments qui tendent à réfuter ces dires :

- (i) Au niveau des DV journaliers une disparition de la matriarche a pour conséquence de réduire de 50% la taille du DV des femelles *yearlings* du groupe familial¹. De plus, le taux de recouvrement, entre le DV des femelles *yearlings* et leur ancien DV régit par la matriarche, est important pour les DV-95%, et plus faible pour les DV-50%. Ainsi, les femelles *yearlings* occupent un DV réduit qui se superpose spatialement à leur ancien DV, mais diffère au niveau de l'occupation des zones centrales. Suite à la disparition de la matriarche, il est donc peu probable que les femelles *yearlings* découvrent de nouvelles zones alimentaires.

- (ii) La hiérarchie sur une place d'agrainage dépend du nombre de femelles adultes². La disparition des laies âgées entraîne le nouveau groupe à posséder un statut hiérarchique faible lors d'une compétition inter-groupe. Par extrapolation, on peut supposer que soit les femelles *yearlings* ne s'alimentent pas sur les places d'affouragement principales (cas d'un champs agraire), soit modifient leur période quotidienne de fourragement, pour éviter la compétition inter-groupe.

Pour compléter d'invalider l'hypothèse que les groupes dirigés par des femelles *yearlings* commettent plus de dégâts agraires que ceux menés par des femelles âgées, le suivi nocturne des femelles *yearlings* doit être investi.

(b) Laies adultes et problèmes populationnels.

En raison du taux de prolifération important, les objectifs des gestionnaires doivent inclure le prélèvement plus ou moins important des femelles âgées. Dans la forêt domaniale d'Arc-en-Barrois, la gestion est centrée sur un très fort prélèvement des jeunes (69% entre 1990 et 2002) et une préservation des laies adultes (~ 5% du tableau de chasse annuelle). Il en résulte un accroissement faible des familles et par déduction un accroissement faible de la population. Bien que ce mode de gestion puisse être transposé vers d'autres populations, il n'en reste pas moins que l'effort de chasse est très important et que le nombre d'individus tués très élevé (Figure 5).

Cette étude montre, qu'en raison de la compétition intra- et inter-groupes, les femelles adoptent des stratégies visant à optimiser la taille et la composition des groupes. En valorisant ces deux

¹ La taille des DV est corrélée positivement au nombre de femelles adultes et non à celui des femelles *yearlings*.

² Bien que non développé dans ce manuscrit, l'issue des rencontres inter-groupes, lors de l'étude des comportements de dominance (sous place d'affouragement, Chapitre 1.3) a également été étudiée. Les familles 9, 10 et le groupe W sont fréquemment observés et peuvent être caractérisés comme résidents. Sur les 16 rencontres inter-groupes observées (phénomène assez rare), 3 cas sont indécis, 7 cas sont gagnés par le groupe comportant le plus de femelles (78%), 2 sont perdus par le groupe comportant le plus de femelles (22%), mais face aux familles résidentes. Dans les 4 rencontres où le nombre de femelles était identique, elles sont toutes gagnées par les familles résidentes. Ainsi il semblerait, qu'une territorialité spatio-temporelle existe bien entre les groupes et que l'issue d'une rencontre, en absence d'individus résidents, peut être déterminée par le nombre de femelles.



paramètres, les femelles maximisent leurs valeurs reproductives. Dans cette population, les individus des groupes constitués de trois/quatre laies, c'est-à-dire une/deux femelles adultes et deux femelles *yearlings*, possèdent une *fitness* maximale.

Pour conclure sur le prélèvement des laies adultes, ce travail tend à montrer que la préservation des femelles adultes :

- ne peut qu'augmenter les dégâts agricoles
- est incompatible avec des objectifs de gestion à long terme, visant à réduire ou à stabiliser l'effectif d'une population.

L'utilisation de l'indice "taille de groupe" par les gestionnaires permet d'évaluer les effets des prélèvements antérieurs sur la composition des groupes et sur leur évolution au fil des ans.

Protocole d'outil de gestion (C)

A partir de ces résultats, les gestionnaires d'une population forestière peuvent adopter une autre démarche de gestion.

Cette technique a pour objectif de provoquer des groupes de taille en deçà de leur optimum. La réduction des effectifs du groupe entraîne une baisse de la *fitness* individuelle. Ainsi, les groupes composés seulement d'une femelle adulte et d'une femelle *yearling* posséderont beaucoup moins d'avantages en terme de productivité, de croissance et de survie naturelle des marcassins.

Pour arriver à des groupes d'effectif réduit (2 laies), le gestionnaire doit prélever entre 150 et 180 femelles (dont un tiers d'adulte) par an (Figure 52). Les années suivantes, les jeunes étant moins nombreux, l'effort de chasse est réduit. La population se stabilise, mais le nombre de sangliers tués diminue. [La réduction des effectifs a bien sûr un coût économique, car les bénéfices de la vente des sangliers tués régressent !].

3. La chasse est-elle un facteur de dispersion socio-spatiale ?

Le travail a montré que le taux de recouvrement des DV entre la période Hors-Chasse (HC) et la période de chasse (C) est important (~40%) avec une distance entre les centroïdes d'environ 700m. Toutefois, en période C les individus augmentent d'un facteur 1,5 la taille de leur DV. Donc, il y a bien une dispersion spatiale liée à cette période¹. Néanmoins, la dispersion est temporaire et permet aux individus de :

- (i) découvrir de nouvelles zones,
- (ii) de (re)venir sur des zones plus ou moins "refuges" (zones pas ou faiblement chassées) (e.g. famille 17 Figure 48).

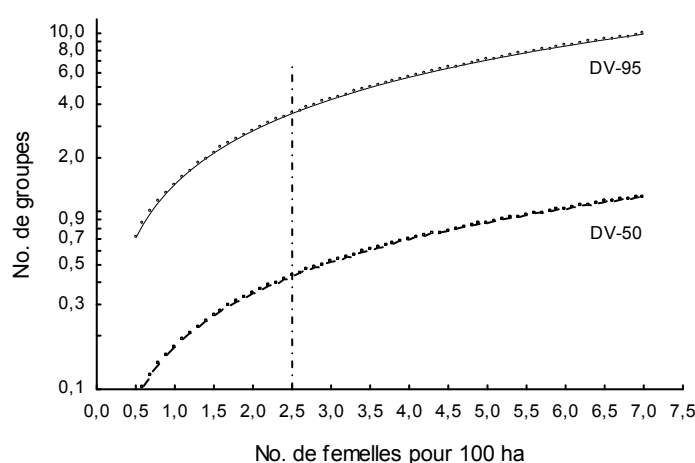
¹ Durant la période de chasse, trois variables, au moins, peuvent influencer la taille des DV et la distribution des individus : la chasse, la période d'appariement et les modifications de la végétation. Bien que la chasse soit probablement le facteur le plus important, il ne faut pas négliger les deux autres.



En période HC, il est rare que les femelles reviennent dans les lieux découverts pendant la chasse. Ainsi dans la population forestière d'Arc-en-Barrois, l'influence de la chasse sur la sédentarité des laies semble relativement faible contrairement à d'autres populations étudiées (e.g. garrigue méditerranéenne, Maillard 1996).

La Figure 53 montre, en fonction de la densité des femelles dans la forêt domaniale d'Arc-en-Barrois, de la taille des groupes et en fonction des tailles des DV en période HC, le taux de recouvrement¹ théorique des groupes en un lieu donné (Di Bitteti 2001). D'une manière générale, les résultats indiquent que les centres des DV sont quasi exclusifs à un groupe familial (courbe DV-50). En revanche, l'indice de recouvrement pour les DV-95 est assez élevé indiquant que, pour un lieu donné, les chances d'observer différents groupes familiaux sont élevées.

Figure 53 : Recouvrement des groupes familiaux en période Hors-Chasse. Degree of overlaps between adjacent groups in off-hunting period.



En reprenant les résultats obtenus sur la survie des femelles et en tenant compte des prélèvements occasionnés par la chasse, il est possible d'en déduire la densité, en femelles (adulte et *yearling*), de cette population. Ainsi, pour 100 ha le nombre de femelles est voisin de 2,5. D'après la Figure 53, en période HC, un lieu donné est partagé par environ quatre groupes familiaux. En appliquant le même raisonnement avec les données liées à la période C, le nombre de groupe, en un lieu précis, est alors de six.

La taille des DV étant quasi-similaire entre les populations (pour une comparaison des tailles des DV entre plusieurs populations, Baubet 1998), l'indice du recouvrement (O), couplé à l'indice "taille de groupe", peut être utilisé par les gestionnaires pour avoir une estimation de la densité des femelles de la population.

Cette étude ne permet pas de répondre clairement de l'influence de la mort de la matriarche sur une éventuelle dispersion socio-spatiale des individus d'une même famille. Les résultats tendent à montrer que la disparition de la matriarche amène un éclatement du groupe familial, comme chez d'autres mammifères (Ménard & Vallet 1993). Toutefois, les nouveaux groupes ne se répartissent pas forcément sur des lieux différents.

¹ Le Taux de recouvrement (O) est estimé en prenant en compte la taille du DV, la densité de la population (D) et la taille des groupes (TG). $O = (DV \cdot D) / TG$ (Di Bitteti 2001).



Pour conclure, ce travail montre que **la chasse en battue n'entraîne pas, dans cette population forestière, de dispersion spatiale, mais provoque probablement une dispersion sociale des femelles d'une même famille**. Cette dispersion sociale peut alors permettre de réduire "involontairement" les effectifs de la population en ne permettant pas aux femelles d'adopter une stratégie de vie en groupe optimale.

De fortes modifications environnementales, notamment climatiques (sécheresse, température clémente en hiver), doivent être prises en compte par les gestionnaires pour définir de nouvelles zones de fréquentation des laies et donc adapter leur plan de chasse en fonction des "migrations temporaires ou définitives" des individus. L'effet spectaculaire de la sécheresse de 2003, sur la dispersion des femelles, explique comment des zones, alors faiblement fréquentées, peuvent, en quelque années, devenir de véritables zones à problèmes (agraire et/ou forestier notamment) pour les gestionnaires. Plusieurs études réalisées sous un climat méditerranéen (Dardaillon 1984, Spitz & Janeau 1990, Rosell 1998) montrent que les sangliers sont inféodés aux ressources hydriques. Ils notent que les sangliers peuvent faire de grandes "migrations" pour trouver cette ressource.

Des recherches sur l'importance des changements climatiques sur les populations sont de plus en plus fréquentes chez les ongulés (e.g. Aanes et al. 2000, Coulson et al. 2001, Post & Forchhammer 2002), mais encore inexistantes à ma connaissance sur le sanglier. Compte tenu des changements climatiques qui se produisent actuellement, des études approfondies doivent être entreprises et ce, le plus rapidement possible.

4. La chasse influence-t-elle la vie en groupe ?

Un grand nombre d'animaux a évolué vers une vie en groupe par suite de contraintes exercées par les prédateurs (Krause & Ruxton 2002). Le regroupement d'individus permet l'émergence de stratégies anti-prédatrices autant :

- passives : effet dilution, effet confusion, évitement
- qu'actives : vigilance (*many eye, many ears*), défense collective

Actuellement en France, les sangliers adultes n'ont plus de grands prédateurs (hormis l'Homme) contrairement aux marcassins qui, eux, peuvent être attaqués par plusieurs carnivores (renard notamment).

Malgré ces constats, l'organisation sociale adoptée par les femelles varie d'une population à une autre (Tableau 16). Ainsi, il semble peu probable que le regroupement d'individus en période de chasse apporte des bénéfices considérables, sinon une telle stratégie aurait évolué dans toutes les populations soumises aux mêmes pressions de chasse.

Cette étude a montré que la chasse modifie, à différents niveaux, la socialité des femelles de sanglier :

- (i) elle influence la taille des groupes,
- (ii) elle bouleverse les interactions entre les individus,
- (iii) elle modifie la composition sociale future et probablement la stabilité de la famille,
- (iv) elle augmente la taille des DV journaliers en modifiant, également, l'occupation des habitats par les individus (Brandt et al. 2005).

Le regroupement de femelles pendant la chasse est-il avantageux en terme de survie ?



Au [Chapitre 2.1](#), les résultats ont indiqué, qu'en fonction de la structure sociale du groupe, une probabilité de survie différentielle existe entre les femelles. Un prolongement de l'analyse, par classes d'âge et à partir de modèles de régressions logistiques, montre que :

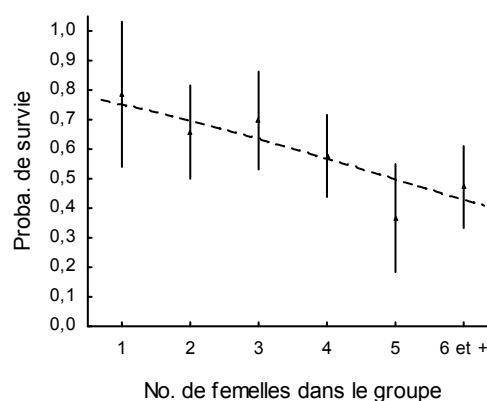
- la prob. de survie des femelles *yearlings* ($n = 108$) ne dépend pas des paramètres démographiques du groupe (No. femelles adultes, $p = 0,48$; No. femelles *yearlings*, $p = 0,66$ et du No. femelles dans le groupe $p = 0,31$).

- la prob. de survie des femelles adultes ($n = 115$) dépend du nombre de femelles adultes dans le groupe ($\chi^2 = 7,42$; $p = 0,006$), mais pas du nombre de femelles *yearlings* ($p = 0,19$).

- si l'âge des femelles n'est pas pris en compte, le modèle retenu pour expliquer la probabilité de survie en fonction du nombre de femelles dans le groupe ([Figure 54](#), $\chi^2 = 10,04$; $df = 218$; $p = 0,0015$) explique 33,87% de la proportion de variance. **Plus les femelles sont nombreuses et plus leur chance de survie diminue.**

Ainsi la chasse, pratiquée sur le massif d'Arc-en-Barrois, tend à contre sélectionner les groupes de grande taille.

[Figure 54](#) : Régression logistique indiquant la probabilité de survie en fonction du nombre de femelles dans le groupe. Logistic regression that shows the survival probability according to female's number in group.



Pour conclure sur ce dernier point, la chasse dans cette population forestière modifie fortement autant la socialité, l'occupation spatiale des individus, que le patrimoine génétique de la population en provoquant un turn-over très important des individus.

En raison de ce changement notable, et donc de la très forte pression anthropique, il n'est pas exclu qu'apparaissent (et à terme, se stabilisent), dans la population, de nouveaux comportements individuels ou de nouvelles stratégies sociales et spatiales. Ainsi, la participation à la reproduction des femelles *yearlings* ([Chapitre 2.3](#), [2.4](#) et [3.3](#)) pourrait être un mécanisme sélectionné pour augmenter la valeur adaptative des individus...

Conclusion Générale





Dans ce travail, nous avons cherché à tester l'hypothèse selon laquelle les femelles de sangliers s'assemblent entre-elles selon des règles économiques leur permettant de maximiser leur *fitness*. La vie en groupe a été abordée sous son angle social, le choix des trajectoires sociales et certains traits d'histoire de vie des individus pouvant alors influencer la dynamique à court et à long terme des groupes.

Au préalable, cette étude a nécessité de déterminer l'organisation et le système social des groupes de sangliers. Dans cette population forestière, l'organisation sociale typique correspond au groupe familial. Celui-ci est formé autour d'une laie adulte, la matriarche, auquel s'ajoutent deux femelles de 1an, les *yearlings* et les jeunes de l'année. L'ensemble des femelles est apparenté génétiquement, ce qui implique une philopatrie sociale des femelles *yearlings*. Toutefois, l'organisation sociale du groupe peut être modifiée au niveau de ses paramètres démographiques, soit en raison de la dispersion des *yearlings*, soit en raison du regroupement de femelles adultes apparentées. Ce travail a montré que l'organisation sociale pouvait également varier en fonction des étapes clés du cycle biologique des laies. Ainsi, entre deux périodes d'instabilité sociale s'intercalent deux périodes de stabilité. A l'instar des autres ongulés, les laies en gésine s'isolent, entraînant une diminution des liens entre les femelles pendant quelques semaines. S'ensuit une période de regroupement entre les laies et leurs marcassins, nécessaire à l'établissement d'un élevage coopératif. Au cours de cette phase, les liens sociaux sont importants et des comportements alloparentaux peuvent émerger (Delcroix 1989). Après le sevrage, l'analyse a mis en évidence une deuxième période d'instabilité sociale caractérisée par un "relâchement" des liens entre les femelles. Bien que les causes de ce phénomène ne soient pas compléments élucidés, il semble y avoir une relation avec la nécessité, pour les femelles, de capitaliser des ressources pour les futurs épisodes reproductifs. Enfin, à la période de rut se superpose la période de chasse rendant indissociable les effets différentiels de ces deux facteurs. Toutefois les laies, apparentées et survivantes, se rassemblent pour former un groupe stable jusqu'aux prémices de la période de parturition.

Ce travail a montré que le système social était de type matriarcal, ce qui permet la coopération entre les femelles. Ce système "favorise" l'émergence de la sélection de parentèle, c'est-à-dire l'apparition de comportements népotiques entre les laies. Un tel système social implique que tous les individus du groupe familial soient liés génétiquement à la matriarche. Ce constat permet de caractériser les individus d'un groupe familial, suivi sur plusieurs années, comme appartenant à une famille (Emlen 1994). Toutefois et conformément aux précédentes études (Mauget 1980, Teillaud 1985), les relations sociales entre les individus d'une famille sont soumises à une hiérarchie. La dominance entre les laies est régit principalement par le poids et l'âge de celles-ci. Plus la corpulence des femelles est importante, plus elles sont dominantes.

Cette étude a également révélé que le système d'appariement des sangliers de cette population forestière est de type polygyniandrie, c'est-à-dire qu'il existe une promiscuité sexuelle. De plus, au sein d'une même portée, une multipaternité peut se présenter. Ainsi, au niveau du groupe familial, les marcassins peuvent être apparentés à la matriarche, mais également à un même mâle. Il s'ensuit des liens génétiques, plus ou moins forts, entre l'ensemble des individus du groupe familial.



Ce degré d'apparentement, variable entre les femelles, devrait avoir d'importantes conséquences sur la dynamique, à court et à long terme, de la vie en groupe ; mais ce point n'a pas fait l'objet d'analyse précise dans ce manuscrit.

L'étude de la dynamique à court terme de la vie en groupe a montré que les individus, d'une même famille, se regroupent d'une année à l'autre pour reformer des groupes familiaux. Il existe donc une stabilité interannuelle du système social. L'estimation des flux d'individus entrant et sortant a révélé que le taux de croissance des groupes familiaux est, globalement, très légèrement positif. Au niveau populationnel, cela se traduit par une faible augmentation des effectifs. Les groupes familiaux sont constitués d'individus apparentés, ce qui rend l'immigration de laies, dans un nouveau groupe, improbable. Ainsi, l'estimation du flux entrant s'est faite en ne prenant en compte que les individus issus des nouvelles naissances. Une forte participation à la reproduction des laies et une taille de portée élevée permettent un flux entrant important d'individus. A l'opposé, le flux sortant d'individus dans le groupe a été apprécié par les individus qui émigrent et ceux qui disparaissent suite à une mort naturelle ou occasionnée par la chasse. La mortalité est importante, avec un risque sur deux d'être tuées par la chasse et ce, quelque soit l'âge des femelles. Le fort flux entrant et l'important flux sortant entraînent un turn-over très élevé des individus de la population. Il s'ensuit ainsi des groupes familiaux d'une moyenne d'âge relativement jeune.

L'intégration de la composante sociale dans l'analyse des traits d'histoire de vie des laies a révélé que les groupes familiaux sont soumis à plusieurs mécanismes de régulation interne. Le premier mécanisme est une compétition entre les femelles adultes du groupe. Plus l'effectif des laies adultes augmente et plus la compétition entre-elles s'accroît. Celle-ci affecte la *fitness* directe des femelles en diminuant la taille de portée. L'avènement de ce processus n'est pas élucidé et semble pouvoir apparaître autant à un niveau pré- que post-partum. Néanmoins, la réduction de la compétition intra-groupe, par la présence de femelles *yearlings*, aurait plutôt tendance à favoriser un effet post-partum. Le second mécanisme de régulation interne du groupe résulte d'une émigration, c'est-à-dire d'une dispersion des femelles *yearlings* dans certaines conditions. Elle entraîne une séparation du groupe qui s'opère dans un tiers des groupes familiaux. Plus les femelles *yearlings* sont nombreuses, plus la probabilité que le groupe se scinde s'accroît. Cependant, ce travail a montré que le paramètre essentiel, dans l'éclatement du groupe, est la participation des femelles *yearlings* à un épisode reproductif. Cette participation à la reproduction, variable d'une année à l'autre, est effective en moyenne pour 33% des femelles *yearlings*. Seules les femelles en bonnes conditions phénotypiques peuvent se reproduire, ce qui inclut qu'elles naissent de femelle adulte, tôt dans le printemps, et surtout dans un printemps riche en production forestière (notamment dans un printemps caractérisé par une fainée). Toutefois, l'analyse ne permet pas de comprendre l'existence de la forte variabilité inter-individuelle des comportements exprimés. Pourquoi à l'intérieur d'un groupe, certaines *yearlings* se reproduisent et d'autres non (bien qu'elles soient les sœurs ou les cousines des femelles qui se reproduisent) ? Suite aux travaux de Cousse (1994), l'interprétation de la relation entre la séparation du groupe et la participation à la reproduction des femelles *yearlings* a été faite en considérant un budget-temps différentiel entre les femelles du groupe.



Tester cette hypothèse a nécessité de quantifier les coûts et les bénéfices associés aux comportements de vie en groupe et les coûts et les bénéfices engendrés par une participation à un épisode reproductif.

La coopération entre les femelles, dans l'élevage des jeunes, nécessite une coordination des laies en gésine. La synchronisation des comportements est fréquemment interprétée comme étant un coût social (Ruckstuhl 1998). Cette synchronisation dans les dates de parturition des laies semble d'autant plus importante pour deux raisons. La première est qu'il existe une compétition entre les marcassins du groupe familial et qu'une différence d'âge, de quelque mois, entraîne fréquemment la mort des marcassins les plus jeunes (Delcroix 1989). La seconde raison est que les besoins physiologiques des laies évoluent au cours d'un épisode reproductif (Cousse 1994), amenant les femelles aux budget-temps similaires à se regrouper. Les résultats ont révélé que la synchronisation dans les dates de parturition est effective pour les laies d'une même classe d'âge, et au contraire absente entre les laies d'âge variable. Nos modèles ont également montré que la synchronisation dans les dates de parturition est nécessaire pour que le groupe familial soit stable et qu'en revanche, une absence de celle-ci entraîne la séparation du groupe. Les femelles *yearlings* mettent bas, généralement, deux mois après les femelles adultes (Kaminski et al. 2005), ce qui permet d'expliquer la scission du groupe familial. Les bénéfices engendrés, ainsi, par la coordination des mises-bas et donc par un élevage coopératif entre les femelles devraient être importants. L'analyse ne suggère cependant pas de franc bénéfice pour les femelles, hormis celui d'accroître la taille de leur domaine vital, dans l'expression de tels comportements. En accord avec les résultats de l'étude de Delcroix (1989), Il semble que les bénéfices d'un élevage coopératif soient dirigés vers les marcassins. L'élevage coopératif augmenterait la survie des marcassins, leurs qualités phénotypiques, notamment par les comportements d'*allosucking* et permettrait également, une meilleure socialisation.

Les suivis longitudinaux des femelles *yearlings* montrent que seulement un tiers participe à un épisode reproductif. L'espèce étudiée étant itéropare, on postule ici que le succès reproducteur d'une laie est dépendant du nombre d'épisodes reproductifs qu'elle effectue au cours de sa vie. Le risque de mortalité cynégétique étant d'un sur deux à chaque saison de chasse, ce trait d'histoire de vie (THV) aurait dû ou devrait se généraliser dans la population. Toutefois, ne peuvent réaliser un épisode reproductif que les femelles ayant capitalisé suffisamment de ressources, limitant fortement l'expression de se THV. Ainsi soit ce THV est récent et n'a pas eu le temps de se généraliser dans la population, soit les coûts qu'il apporte sont supérieurs aux bénéfices. Bien que la première hypothèse n'a pas été testée au cours de ce travail, celui-ci a mis en évidence deux coûts liés à ce THV ; un coût phénotypique et un coût social. Le coût phénotypique apparaît à court terme et semble disparaître par la suite. Il n'est cependant pas impossible, à l'image d'autres ongulés, que ce coût réapparaisse au cours de la vie, en affectant soit la condition phénotypique de la femelle, soit la valeur reproductive résiduelle (Festa-Bianchet et al. 1995). Le coût social résulte de la dispersion des femelles *yearlings*, suite à leur participation à la reproduction. L'espèce étudiée ayant adoptée une structure matriarcale, la dispersion des femelles devrait être coûteuse car elle s'accompagne d'un fort taux de mortalité et d'une intolérance socio-spatiale des animaux non apparentés (Clutton-Brock et al. 1982a, Hoogland



1995). L'analyse a montré, qu'en cas de compétition inter-groupe sur une place d'affouragement, l'absence de femelles adultes entraîne une perte d'occupation du lieu, réduisant ainsi le temps nécessaire pour les femelles *yearlings* de s'alimenter. Il est possible que cette dominance socio-spatiale entre les groupes familiaux affecte également les autres ressources (hydrique et zones de quiétude notamment). De plus, en cas d'éclatement, les femelles *yearlings* ne peuvent pas pratiquer l'élevage coopératif et, étant inexpérimentées dans les soins maternels, les conditions phénotypiques et la survie des marcassins devraient fortement être affectées. Ainsi, pour les femelles *yearlings*, les bénéfices liés à la participation à un épisode reproductif ne semblent pas compenser les coûts qu'engendre l'expression de ce THV.

Ce travail amène à se poser la question du rôle, s'il existe, des femelles *yearlings* dans le groupe. **Sont-elles des parasites sociaux (Clutton-Brock 2002) ? Sont-elles bénéfiques au groupe natal ? Ont-elles intérêt à rester dans le groupe natal ?**

Les différents bénéfices et coûts potentiels qu'engendre une absence de dispersion des femelles *yearlings* sont récapitulés dans le [Tableau 41](#).

Tableau 41 : Bénéfices et coûts potentiels de la philopatrie des femelles *yearlings*. *Potentials benefices and costs of yearling philopatric strategy.*

| Constat | | |
|--------------------------------|--|--|
| Femelle <i>yearling</i> | | |
| Bénéfices | 1. Gain d'accès aux ressources du groupe 2. Héritage du domaine vital 3. Formations de liens sociaux avec des jeunes femelles qui pourront être recrutées en tant que <i>yearlings</i> 4. Gain de soins maternels post-sevrage 5. <i>Fitness</i> indirecte | 1. Hypothèse plus ou moins vérifiée 2. Oui (Tableau 39 + commentaire) 3. Hypothèse plus ou moins vérifiée (Figure 13 , familles 10, 15, 16(?)) 4. Hypothèse 5. oui (Figure 54) |
| Coûts | 6. Probabilité réduite de reproduction à 1 an 7. Succès reproducteur à 2 ans plus faible | 6. Oui (chapitre 3.3) 7. Oui (Figure 42) |
| Femelle <i>adulte</i> | | |
| Bénéfices | 8. Taille de portée secondaire augmente 9. Taux de croissance des jeunes plus important 10. Taille de groupe élevée si compétition inter-groupes 11. Soins alloparentaux (<i>Baby-sitting</i>) | 8. Plus ou moins (Figures 28, 30) 9. Oui (Figure 38) 10. Hypothèse plus ou moins vérifiée 11. Dardaillon 1984, Delcroix 1989 |
| Coûts | 12. <i>Fitness</i> des <i>yearlings</i> , à court terme, plus faible 13. Dispersion des apparentées faible, risque de disparition de la lignée matrilineaire | 12. Oui (Figure 55) 13. Plus ou moins (Figure 13 , familles 6, 10, 15) |

Dans son sens commun, le parasite est un individu qui exploite un autre individu ; dans ce cas les femelles *yearlings* n'exploitent pas les femelles adultes (qui sont leurs mères) et ne peuvent donc être considérées comme des parasites sociaux. Toutefois, en restant avec leur mère, elles peuvent augmenter autant leur *fitness* directe que leur *fitness* indirecte. En contre partie, l'étude a montré que la probabilité qu'elles se reproduisent est réduite ; ce qui diminue le succès reproducteur de ces femelles à deux ans. En revanche, celles qui se dispersent ont "deux portées pour le prix d'une !" ; ce qui, dans un milieu soumis à de forte perturbation liée à la chasse, n'est peut-être pas négligeable. Existe-t-il une stratégie optimale ? Les résultats obtenus suggèrent que non. En fait, la stratégie adoptée, et adaptée, semble être multi-factorielle et dépend au minimum : (i) des effectifs en femelles



adultes et en femelles *yearlings* dans le groupe familial, (ii) de la présence de la mère et (iii) des conditions phénotypiques des femelles *yearlings*. La Figure 55 montre la *fitness inclusive* prédite pour une femelle *yearling*, en fonction de sa trajectoire sociale, de son nombre de sœurs et de la présence, ou du non, de sa mère :

- si le groupe familial est composé de seulement une femelle adulte et que celle-ci n'est pas la mère de la femelle *yearling*, cette dernière a toujours intérêt à se disperser [e.g. famille 7]. En revanche, si la femelle adulte est la mère de la femelle *yearling*, celle-ci a intérêt à rester avec elle [e.g. famille 2, 5, 10, 12, 13, 15], sauf si elle a plus de deux sœurs, auquel cas la dispersion devrait être avantageuse [e.g. famille 12].

- si le groupe familial est composé de deux femelles adultes et que la mère de la femelle *yearling* est présente [e.g. famille 9, 13, 12], la dispersion ne devrait être avantageuse que si la femelle quitte, avec trois autres sœurs, les adultes [e.g. famille 14]. En revanche, si la mère n'est pas présente, la dispersion de la femelle *yearling* du groupe matriarcal devrait être bénéfique, quand elle le quitte, à deux ou trois individus.

Ces deux modèles prédictifs, basés uniquement sur la *fitness inclusive*, montrent que la dispersion d'une femelle *yearling* est possible et avantageuse principalement en absence de la mère et si celle-ci possède un nombre important de sœurs. Toutefois, nos modèles ne tiennent pas compte des quatre avantages de *fitness* directe qu'une femelle *yearling* peut acquérir en cas de non dispersion (Tableau 41), ni des problèmes liés à la multi-paternité et à la variabilité des liens génétiques existants entre les femelles *yearlings*. Toutes ces remarques permettent d'expliquer pourquoi l'éclatement, via la dispersion des femelles *yearlings*, est un phénomène plutôt rare dans les familles de sangliers de la population forestière d'Arc-en-Barrois.

Pour en terminer sur le rôle des femelles *yearlings* dans le groupe familial, trois remarques importantes doivent être faites :

(i) Les femelles qui se reproduisent la 1^{ère} année, i.e. majoritairement les femelles qui se dispersent, possèdent un succès reproducteur plus important à l'âge de deux ans, par rapport aux femelles qui ne se reproduisent pas à 1an (i.e. les femelles qui restent dans le groupe familial). Qu'en est-il alors, en fonction de la trajectoire sociale adoptée, de la *fitness inclusive* des femelles à 2 ans ? La réponse semble ardue car elle implique un autre paramètre, le taux de survie des trois classes d'âges et là, malheureusement aucune donnée précise n'a été récoltée.

(ii) Le Tableau 41, montre que la présence des femelles *yearlings*, dans le groupe matriarcal, peut également amener quatre types de bénéfices pour les femelles adultes. Ainsi, les femelles adultes ont, peut-être, intérêt, d'un point de vue "égoïste" (Festa-Bianchet & Jorgenson 1998), à empêcher les femelles *yearlings* de quitter le groupe (Clutton-Brock 1998). Si elles y arrivent, elles augmentent leurs *fitness* directe et indirecte, à contrario, elles ne peuvent augmenter que leurs *fitness* indirecte (leurs filles se reproduisent). Au vu de la compétition intra-groupe entre les femelles adultes et la réduction de cette compétition en présence de femelles *yearlings*, il semble que le recrutement des femelles *yearlings* soit, pour les adultes, une stratégie légèrement plus bénéfique que la dispersion de ces dernières...

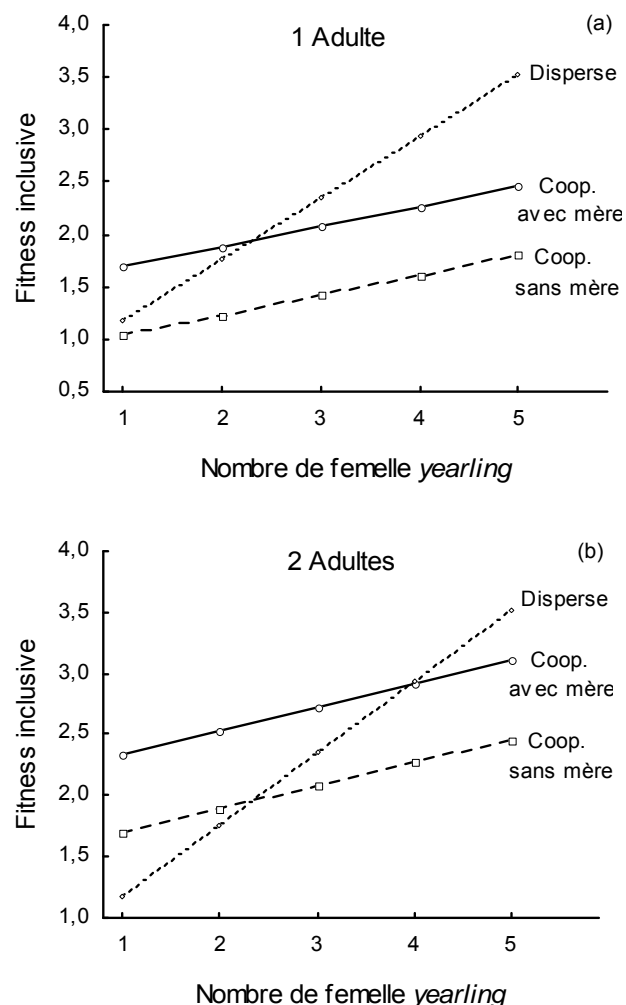
(iii) Comment alors, les femelles adultes peuvent-elles recruter les femelles *yearlings* ?

- Initialement, et en relation avec un grand nombre d'études concernant l'élevage coopératif (O'Riain & Jarvis 1998, Waterman 2002, Hackländer et al. 2003), l'hypothèse d'un mécanisme de suppression de la reproduction des femelles *yearlings* a été envisagé. La vérification d'une telle hypothèse nécessite d'effectuer, dans un premier temps, des dosages hormonaux, révélateurs d'un état de stress des individus, ce qui n'a pas pu être effectué durant cette étude.



Toutefois, cette supposition ne doit pas être mise à l'écart, d'autant qu'il est très troublant que certaines études, menées sur l'analyse du tableau de chasse de la population d'Arc-en-Barrois (Gaillard et al. 1993a, Servanty 2003), trouvent des proportions de jeunes femelles (les futures femelles *yearlings*) cycliques comprises, en fonction du poids, entre 40-90% au mois de janvier. Dans cette étude, l'estimation d'une participation à un épisode reproductif n'est que de 33%, avec une majorité des naissances constatée début juin. Une des hypothèses probables, pour expliquer la différence dans les proportions estimées, implique une suppression (stress, avortement...) de la reproduction pour certaines femelles *yearlings*. Une autre hypothèse implique un biais d'échantillonnage des données de terrain, en raison de l'hétérogénéité du milieu (récolte des données sur ~20% du massif, tableau de chasse ~100%). En effet, à l'échelle d'une population, l'hétérogénéité de l'habitat peut fortement influencer le succès reproducteur des femelles (Pettorelli et al. 2001, Focardi et al. 2002).

Figure 55 : *Fitness inclusive* prédite pour une femelle *yearling*. La *fitness inclusive* est calculée en prenant compte des probabilités qu'ont les femelles de se reproduire ($P(R)$) (pour adulte $P(R) = 0,95$, pour *yearling* qui se disperse $P(R) = 0,67$ et pour *yearling* qui coopère $P(R) = 0,22$), des tailles de portées (R) (Figure 26), des coefficients de parenté (r) (Cadre 3) ($r_0 = 0,50$; $r_1 = 0,25$; $r_2 = 0,13$; $r_3 = 0,25$) et du nombre de femelles *yearlings* (Y). La *fitness inclusive* des femelles qui coopèrent (a) est : $FI = [r_1 * P(R) * R + r_2 * P(R) * R + r_0 * P(R) * R + Y(r_3 * P(R) * R)]$ et pour celles qui se dispersent (b) : $FI = [r_0 * P(R) * R + Y(r_3 * P(R) * R)]$. *Inclusive fitness predict for yearling female. Inclusive fitness were calculated with the reproductive prevalence ($P(R)$) (for adult $P(R) = 0,95$, for dispersing yearling $P(R) = 0,67$ and for cooperating yearling $P(R) = 0,22$), the litter size (R) (Figure 26), relatedness coefficient (r) (Cadre 3) ($r_0 = 0,50$; $r_1 = 0,25$; $r_2 = 0,13$; $r_3 = 0,25$) and with the number of yearling (Y). For yearlings which coopered (a) their inclusive fitness were: $FI = [r_1 * P(R) * R + r_2 * P(R) * R + r_0 * P(R) * R + Y(r_3 * P(R) * R)]$ and for yearlings that dispersed (b) their inclusive fitness were : $FI = [r_0 * P(R) * R + Y(r_3 * P(R) * R)]$.*



- Dans un deuxième temps, l'hypothèse d'un budget-temps différentiel et d'une synchronisation des femelles en gésine a permis d'apporter une explication plausible. En effet, si les femelles *yearlings* quittent le groupe matriarcal, ce n'est pas pour participer à un épisode reproductif, mais probablement parce que celui-ci s'effectue, par rapport aux autres femelles, beaucoup plus tard. La coordination dans les dates de parturition entre une adulte et une *yearling* amènerait le groupe matriarcal à rester stable et ce, même si le décalage, dans les deux dates de mise-bas, est de 2 mois. Or la date de mise-bas des femelles *yearlings* est quasi fixe, vers le début juin. Ainsi, ce sont les femelles adultes en régulant leur date d'entrée en reproduction, et donc leur date de mise-bas, qui influence la synchronisation ou non des dates de parturition et donc, sur la stabilité du groupe avec les femelles *yearlings*.



Il est possible d'imaginer un modèle (Figure 56) où une ou plusieurs femelles adultes, vivant dans un milieu riche en ressources, puissent se passer des "services" des femelles *yearlings* (Tableau 41) et décident de se reproduire tôt. Dans un tel cas, si les femelles *yearlings* se reproduisent, le décalage dans les dates de mises-bas est important et le budget-temps des laies *yearlings* n'est pas semblable à celui des laies adultes (Cousse 1994), ce qui amène les femelles *yearlings* à se disperser.

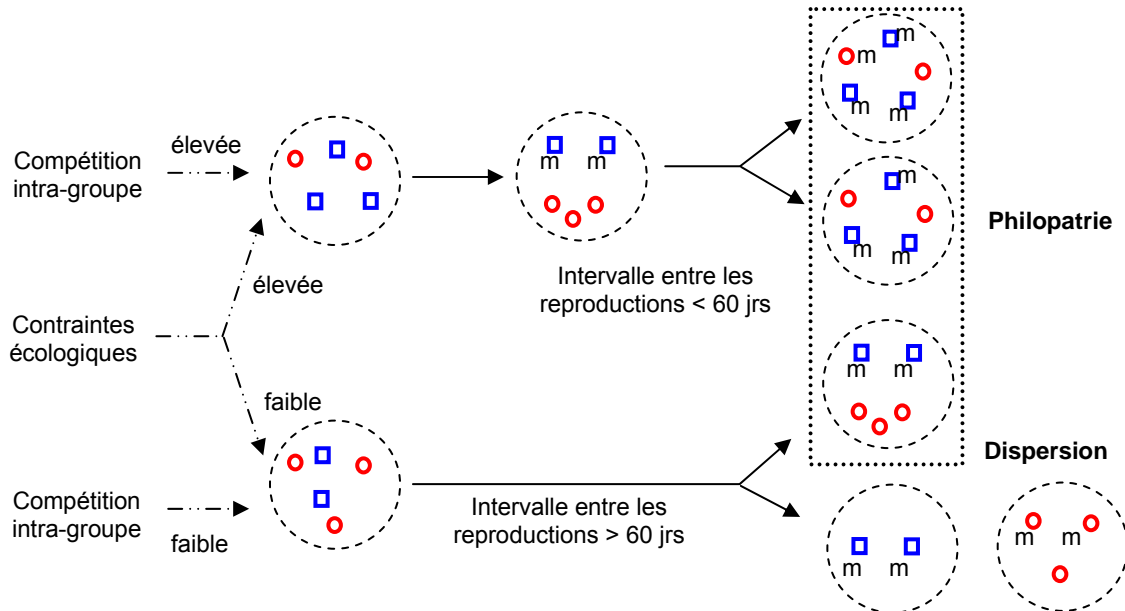


Figure 56 : Schéma intégratif des contraintes écologique, sociale et physiologique pouvant affecter l'organisation sociale des sangliers en milieu forestier (carré bleu : adulte, rond rouge : *yearling*, m : marcassins). *Model with ecological, social and physiological constraints could affect social organisation of female's wild boar in forest environment* (blue square: adult, red circle: *yearling*, m: piglets).

En revanche, si les laies *yearlings* ne se reproduisent pas, la stratégie optimale, en terme de *fitness* individuelle (pour les adultes ou les *yearlings*) est une absence de dispersion (Figure 55). Si les contraintes écologiques sont importantes ou, si les femelles adultes sont de faibles conditions corporelles ou, si la compétition intra-groupe est élevée¹, les femelles adultes auront besoin de l'aide des *yearlings* pour augmenter leur *fitness* (directe et indirecte)². Dans un tel cas, les femelles adultes ont intérêt à se reproduire le plus tard possible, *i.e.* entre la mi-avril et la fin juillet, ce qui permet, en cas de reproduction des femelles *yearlings*, une concordance des budgets-temps entre l'ensemble des individus. Pour les *yearlings*, la stratégie optimale est alors, qu'elles se reproduisent ou non, de toujours rester dans le groupe natal. Si ce modèle est vrai, les femelles adultes exploitent plus ou

¹ Ces trois paramètres sont plus ou moins corrélés entre eux.

² L'hypothèse de l'accroissement aux ressources locales (Emlen et al. 1986), développée au chapitre 2, semble être vérifiée. Cette hypothèse postule que les femelles pourraient biaiser, sous certaines conditions, la sexe-ratio de leur progéniture envers le sexe qui « repaie » les coûts d'un investissement parental différentiel. La validité de cette hypothèse chez les laies nécessite : (i) un biais du sexe envers les femelles, phénomène confirmé en cas de séparation du groupe, (ii) un recrutement des femelles et (iii) que les femelles recrutées, c'est-à-dire les femelles *yearlings*, repaie le coût de l'investissement. En augmentant autant la *fitness* directe que indirecte des laies adultes, les femelles *yearlings* remboursent ainsi leurs investissements. La validité de ces trois postulats corrobore cette hypothèse. Par conséquent, un biais de la sexe-ratio, en faveur des femelles, peut être favorisé pour les groupes familiaux en extension.



moins les femelles *yearlings* (qui sont leurs filles), à leurs profits. Les femelles adultes peuvent alors être considérées comme des parasites sociaux¹.

Ce travail, grâce à différentes approches complémentaires, a donc contribué à mieux comprendre la biologie de cet ongulé social. Il suggère en outre de nouvelles investigations pour gérer cette espèce en pleine explosion démographique. De manière plus générale cette étude a révélé l'importance de la composante sociale autant au niveau de la dynamique du groupe qu'au niveau individuel dans le choix des trajectoires sociales et des stratégies biodémographiques. Ainsi, les laies s'assemblent entre-elles selon des règles socio-économiques leur permettant de maximiser leur valeur reproductive.

L'étude des populations d'ongulés, et particulièrement des suidés, manque encore d'une approche véritablement transdisciplinaire qui permettrait de (i) répondre plus précisément aux nombreuses questions fondamentales soulevées par ces espèces et (ii) de trouver des solutions adaptées, nécessaires à leur gestion. Trop peu de recherches, analysant l'influence des différents traits d'histoire de vie au niveau individuel et populationnel, tiennent compte de l'aspect social développé par ces espèces. Or à l'instar des résultats exposés dans ce manuscrit, la composante sociale doit être intégrée pour permettre une meilleure compréhension de la biologie des ongulés.

¹ Dans ce cas là, le terme parasite est employé dans son sens scientifique (Combes 1995), i.e. d'une interaction durable entre deux individus et n'implique pas obligatoirement une baisse de la valeur adaptative de l'individu parasité.

Références Bibliographiques





- Aanes, R., Saether, B.-E., et Oritsland, N. A. 2000. Fluctuations of an introduced population of Svalbard reindeer: the effects of density dependance and climatic variation. *Ecography*, 23: 437-443.
- Abaigar, T., Del barrio, G., et Vericad, J. R. 1994. Habitat preference of wild boar (*Sus scrofa*) in a mediterranean environment. Indirect evaluation by signs. *Mammalia*, 58: 201-210.
- Aiken, L. S., et West, S. G. 1991. *Multiple Regression: Testing and interpreting interactions*. Thousand Oaks: Sage.
- Alados, C. L., et Escos, J. M. 1992. The determinant of social status and the effect of female rank on reproductive success in Dama and Cuvier's gazelles. *Ethol. Ecol. Evol.*, 4: 151-164.
- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 325-383.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.
- Andersen, R., Gaillard, J.-M., Linnell, C. J. D., et Duncan, P. 2000. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *J. Anim. Ecol.*, 69: 672-682.
- Anderson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey Princeton University Press.
- Anderson, S. J., et Stone, C. P. 1993. Snaring to control feral pigs *Sus scrofa* in a remote Hawaiian rain forest. *Biol. Conserv.*, 63: 195-201.
- Armitage, K. B. 1998. Reproductive strategies of yellow-bellied marmots: energy conservation and differences between the sexes. *J. Mamm.*, 79: 385-393.
- Armitage, K. B., et Schwartz, O. A. 2000. Social enhancement of *fitness* in yellow-bellied marmots. *Proc. Natl. Acad. Sci. Usa*, 97: 12149-12152.
- Arnold, K. E., et Owens, I. P. F. 1998. Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 265: 739-745.
- Aron, S., et Passera, L. 2000. *Les sociétés animaux : Evolution de la coopération et organisation sociale*. Bruxelles.
- Aumaitre, A., Morvan, C., Quere, J.-P., Peiniau, J., et Vallet, G. 1982. Productivité potentielle et reproduction hivernale chez la laie (*Sus scrofa*) en milieu sauvage. *Journées recherches porcine en France.*, 14: 109-124.
- Avilés, L. 1999. Cooperation and non-linear dynamics: an ecological perspective on the evolution of sociality. *Evol. Ecol. Res.*, 1: 459-477.
- Axelrod, R., et Hamilton, W. D. 1981. The evolution of cooperation. *Science*, 211: 1390-1396.
- Baber, D. W., et Coblentz, B. E. 1986. Density, home range, habitat use, and reproduction in feral pigs on Santa Catalina Island. *J. Mamm.*, 67: 512-525.
- Baker, P., Robertson, C., Funk, S., et Harris, S. 1998. Potentiel *fitness* benefits of group living in the red fox, *Vulpes Vulpes*. *Anim. Behav.*, 56: 1411-1424.
- Barrett, R. H. 1978. The feral hog on the Dye Creek Ranch, California. *Hilgardia*, 46: 283-355.
- Barrett, R. H. 1982. Habitat preferences of feral hogs, deer, and cattle on a sierra foothill range. *J. Range. Manage.*, 35: 342-346.
- Barrette, C., et Vandal, D. 1986. Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. *Behaviour*, 97: 118-146.
- Barton, R. A., Byrne, R. W., et Whiten, A. 1996. Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 38: 321-329.
- Baubet, E. 1998. Biologie du sanglier en montagne : biodémographie, occupation de l'espace et régime alimentaire. Thèse de 3eme cycle, Université Claude Bernard-Lyon I: 281.
- Baubet, E., Brandt, S., Jullien, J.-M., et Vassant, J. 1994. Valeur de l'examen de la denture pour la détermination de l'âge chez le sanglier (*Sus scrofa*). *Gibier Faune Sauvage*, 11: 119-132.
- Beecher. 1991. Successes and failure of parent-offspring recognition in animals. *In* Kin recognition. Edited by (Hepper, P. G.). Cambridge University Cambridge Press. pp. 94-124
- Bejder, L., Fletcher, D., et Brager, S. 1998. A method for testing association patterns of social animals. *Anim. Behav.*, 56: 719-725.
- Benton, T. G., Ranta, E., Kaitala, V., et Beckerman, A. P. 2001. Maternal effects and the stability of population dynamics in noisy environments. *J. Anim. Ecol.*, 70: 590-599.
- Berger, J. 1992. Facilitation of reproductive synchrony by gestation adjustment in gregarious mammals: a new hypothesis. *Ecology*, 73: 323-329.
- Bernstein, I. S. 1981. Dominance: the baby and the bathwater. *Behav. Brain Sci.*, 4: 419-457.
- Bertram, B. C. R. 1975. Social factors influencing reproduction in wild lions. *J. Zool. (London)*, 177: 463-482.
- Bérubé, C., Festa-Bianchet, M., et Jorgenson, J. T. 1999. Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology*, 80: 2555-2565.
- Bérubé, C. H., Festa-Bianchet, M., et Jorgenson, J. T. 1996. Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol.*, 7: 60-68.



- Beuerle, W.** 1975. Observation sur le comportement agonistique et sexuel du sanglier d'Europe (*Sus scrofa*). Z. Tierpsych., 39: 211-258.
- Birgersson, B., et Ekvall, K.** 1997. Early growth in male and female fallow deer fawns. Behav. Ecol., 8: 493-499.
- Blouch, R. A.** 1995. Conservation and research priorities for threatened suids of south and southeast Asia. IBEX, J.M.E., 3: 21-25.
- Boitani, L., Mattei, L., Nomis, D., et Corsi, F.** 1994. Spatial and activity patterns of wild boars in Tuscany, Italy. J. Mamm., 75: 600-612.
- Boitani, L., Trapanese, P., et Mattei, L.** 1995a. Demographic patterns of a wild boar (*Sus scrofa*) population in Tuscany, Italy. IBEX, J.M.E., 3: 197-201.
- Boitani, L., Trapanese, P., Mattei, L., et Nomis, D.** 1995b. Demography of a wild boar (*Sus scrofa*) population in Tuscany, Italy. Gibier Faune Sauvage, Game and Wildl., 12: 109-132.
- Bon, R., Rideau, C., Villaret, J.-C., et Joachim, J.** 2001. Segregation is not only a matter of sex in Alpine ibex, *Capra ibex ibex*. Anim. Behav., 62: 495-504.
- Bonenfant, C., Loe, L. E., Myserud, A., Langvatn, R., Stenseth, N. C., Gaillard, J.-M., et Klein, F.** 2004. Multiple causes of sexual segregation in European red deer: enlightenments from varying breeding phenology at high and low latitude. Proc. R. Soc. Lon. B, 271: 883-892.
- Bonnet, X., Lourdais, O., Shine, R., et Naulleau, G.** 2002. Reproduction in a typical capital breeder: costs, currencies, and complications in the asp viper. Ecology, 83: 2124-2135.
- Brandt, S., Vassant, J., et Jullien, J.** 1998. Domaine vital diurne des sangliers en forêt de Chateauvillain-Arc en Barrois. Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse, 234: 4-11.
- Brandt S., Saïd S. et Baubet E.** 2005. La chasse en battue modifie l'utilisation de l'espace par le sanglier: quelles conséquences pour sa gestion ? Faune Sauvage, 266, 12-17.
- Brashares, J. S., Garland, T., et Arcese, P.** 2000. Phylogenetic analysis of coadaptation in behavior, diet, and body size in the African antelope. Behav. Ecol., 11: 452-463.
- Braza, F., et Alvarez, F.** 1989. Utilisation de l'habitat et organisation sociale du sanglier (*Sus scrofa*) à Donana (Sud-Ouest de l'Espagne). Can. J. Zool., 67: 2047-2051.
- Briedermann, L.** 1971. Zur reproduction des Schwarzwildes in der Deutschen Demokratischen Republik. Tag. Ber. Akad. Landwirtsch. Wiss., 113: 169-186.
- Bro-Jørgensen, J.** 2003. The significance of hotspots to lekking topi antelopes (*Damaliscus lunatus*). Behav. Ecol. Sociobiol., 53: 324-331.
- Brookshier, J. S., et Fairbanks, W. S.** 2003. The nature and consequences of mother-daughter associations in naturally and forcibly weaned bison. Can. J. Zool., 81: 414-423.
- Brotherton P.N.M., Pemberton J.M., Komers P.E., et Malarkey G.** 1997. Genetic and behavioural evidence of monogamy in a mammal, Kirk's dikdik (*Madoqua kirkii*). Proc R Soc Lond B 264: 675-81
- Brown, J. L.** 1983. Cooperation a biologist's dilemma. Adv. St. Behav., 13: 1-37.
- Byers, J.** 1983. Social interactions of juvenile Collared peccaries, *Tayassu tajacu* (Mammalia : Artiodactyla). J. Zool. (London), 201: 83-96.
- Byers, J. A.** 1997. *American pronghorn*. Chicago University of Chicago press.
- Byers, J. A., et Bekoff, M.** 1981. Social, spacing, and cooperative behavior of the collared peccary, *Tayassu tajacu*. J. Mamm., 62: 767-785.
- Byers, J. A., et Moodie, J. D.** 1990. Sex-specific maternal investment in proghorn, and the question of a limit on differential provisioning in ungulates. Behav. Ecol. Sociobiol., 26: 157-164.
- Cahill, S., Llimona, F., et Gràcia, J.** 2003. Spacing and nocturnal activity of wild boar *Sus scrofa* in a Mediterranean metropolitan park. Wildl. Biol., 9: 3-13.
- Cairns, S., et Schwager, S.** 1987. A comparison of association indices. Anim. Behav., 35: 1454-1469.
- Calenge, C.** 2000. Influence du mode de chasse sur l'occupation de l'espace par le sanglier (*Sus scrofa* L.). D.E.S.S. Université Montpellier II: 1-31.
- Calenge, C., Maillard, D., Vassant, J., et Brandt, S.** 2002. Summer and hunting season home ranges of wild boar (*Sus scrofa*) in two habitats in France. Game and Wildlife Sciences, 19: 281-301.
- Caley, P.** 1997. Movements, activity patterns and habitat use of feral pigs (*Sus scrofa*) in a tropical habitat. Wildl. Res., 24: 77-87.
- Cameron, E. Z.** 2004. Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: evidence for a mechanism. Proc. R. Soc. Lon. B, 271: 1723-1728.
- Cant, M. A.** 2000. Social control of reproduction in banded mongooses. Anim. Behav., 59: 147-158.
- Cargnelutti, B., Spitz, F., et Valet, G.** 1992. Analysis of the dispersion of wild boar (*Sus scrofa*) in southern France. Proceeding of the International Symposium "Ongulés/Ungulates 91", Toulouse, France: 423-425.



- Caro, T. M., Graham, C. M., Stoner, C. J., et Flores, M. M.** 2003. Correlates of horn and antler shape in bovids and cervids. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 55: 32-41.
- Carr, G. M., et Macdonald, D. W.** 1986. The sociality of solitary foragers : a model based on resource dispersion. *Anim. Behav.*, 34: 1540-1549.
- Carranza, J.** 1996. Sexual selection for male body mass and the evolution of litter size in mammals. *Am. Nat.*, 148: 81-100.
- Cassinello, J.** 1995. Factors modifying female social ranks in *Ammotragus*. *Appl. Anim. Behav. Sc.*, 45: 175-180.
- Charnov, E. L.** 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.*, 9: 129-136.
- Clark, A. B.** 1978. Sex ratio and local resource competition in a Prosimian Primate. *Science*, 201: 163-164.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A. et Nichols, J. D.** 2000. *Dispersal: Individual, population and community*, Oxford University Press, Oxford.
- Clutton-Brock, T. H.** 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *Am. Nat.*, 123: 212-229.
- Clutton-Brock, T. H.** 1988. *Reproductive success*. Chicago University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T. H.** 1991. *The evolution of parental care*. Princenton University Press Princeton, N.J.
- Clutton-Brock, T. H.** 1998. Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends Ecol. Evol.*, 13: 288-292.
- Clutton-Brock, T. H.** 2002. Breeding Together: Kin Selection and Mutualism in Cooperative Vertebrates. *Science*, 296: 69-72.
- Clutton-Brock, T. H., et Albon, S. D.** 1985. Competition and population regulation in social mammals. *In* *Behavioural Ecology*. Edited by (Sibly, R. M. et Smith, R. H.). Oxford Blackwell Scientific. pp. 620
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M., et Guinness, F. E.** 1979. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Anim. Behav.*, 27: 211-225.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., et Guinness, F. E.** 1982a. Competition between female relatives in a matrilocaI mammal. *Nature*, 289: 178-180.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., et Guinness, F. E.** 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature*, 308: 358-360.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., et Guinness, F. E.** 1987. Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. *J. Anim. Ecol.*, 56: 857-871.
- Clutton-Brock, T. H., Brotherton, P. N. M., O'Riain, J. M., Griffin, A. S., Gaynor, D., Kansky, R., Sharpe, L., et McLrath, G. M.** 2001. Contributions to cooperative rearing in meerkats. *Anim. Behav.*, 61: 705-710.
- Clutton-Brock, T. H., Brotherton, P. N. M., Smith, R., McIlrath, G. M., Kansky, R., Gaynor, D., O'Riain, M. J., et Skinner, J. D.** 1998. Infanticide and expulsion of females in a cooperative mammal. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 265: 2291-2295.
- Clutton-Brock, T. H., Deutsch, J. C., et Nefdt, R. J. C.** 1993. The evolution of ungulate leks. *Anim. Behav.*, 46: 1121-1138.
- Clutton-Brock, T. H., Gaynor, D., McIlrath, G. M., MacColl, A. D. C., Kansky, R., Chadwick, P., Manser, M., Skinner, J. D., et Brotherton, P. N. M.** 1999. Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *J. Anim. Ecol.*, 57: 561-572.
- Clutton-Brock, T. H., et Guinness, F. E.** 1975. Behaviour of red deer (*Cervus elaphus* L.) at calving time. *Behaviour*, 55: 287-300.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., et Albon, S. D.** 1982b. *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes*. University of Chicago press.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., et Albon, S. D.** 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *J. Anim. Ecol.*, 52: 367-383.
- Clutton-Brock, T. H., et Harvey, P. H.** 1977. Primate ecology and social organisation. *J. Zool. (London)*, 183: 1-39.
- Clutton-Brock, T. H., et Harvey, P. H.** 1978. Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature*, 273: 191-195.
- Clutton-Brock, T. H., Major, M., et Guinness, F. E.** 1985. Population regulation in male and female red deer. *J. Anim. Ecol.*, 54: 831-846.
- Clutton-Brock, T. H., Stevenson, I. R., Marrow, P., MacColl, A. D. C., Houston, A. I., et McNamara, J. M.** 1996. Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *J. Anim. Ecol.*, 65: 675-689.
- Combes, C.** 1995. *Interactions durables: Ecologie et évolution du parasitisme*. Paris Masson.
- Connor, R. C., et Curry, R. L.** 1995. Helping non-relatives: a role for deceit? *Anim. Behav.*, 49: 389-393.



- Conradt, L.** 1998a. Measuring the degree of sexual segregation in group-living animals. *J. Anim. Ecol.*, 67: 217-226.
- Conradt, L.** 1998b. Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminant? *Proc. R. Soc. Lon. B*, 265: 1359-1363.
- Conradt, L., Clutton-Brock, T. H., et Guinness, F. E.** 1999. The relationship between habitat choice and lifetime reproductive success in female red deer. *Oecologia*, 120: 218-224.
- Conradt, L., et Roper, T. J.** 2000. Activity synchrony and social cohesion: a fission–fusion model. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 267: 2213-2218.
- Conradt, L., et Roper, T. J.** 2003. Group decision-making in animals. *Nature*, 421: 155-158.
- Cosandier, B.** 1998. Etude de la sélection de l'habitat par le sanglier (*Sus scrofa scrofa*) dans la réserve naturelle de Cudrefin, Canton de Vaud, Suisse. Travail de Diplôme: 64.
- Cosmides, L., et Tooby, J.**, 1992. Cognitive adaptations for social exchange, In J. Barkow, L. Cosmides & J. Tooby (Eds.) *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*. New-York: Oxford University Press.
- Côté, S. D.** 2000. Dominance hierarchies in female mountain goats : stability, aggressiveness and determinants of rank. *Behaviour*, 137: 1541-1566.
- Côté, S. D., et Festa-Bianchet, M.** 2001a. Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49: 260-265.
- Côté, S. D., et Festa-Bianchet, M.** 2001b. Reproductive success in female mountain goats : the influence of age and social rank. *Anim. Behav.*, 62: 173-181.
- Côté, S. D., et Festa-Bianchet, M.** 2001c. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*, 127: 230–238.
- Côté, S. D., Festa-Bianchet, M., et Smith, K. G.** 1998. Horn growth in mountain goats (*Oreamnos americanus*). *J. Mamm.*, 79.
- Coulson, T., Catchpole, E. A., Albon, S. D., Morgan, B. J. T., Pemberton, J. M., Clutton-Brock, T. H., Crawley, M. J., et Grenfell, B. T.** 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in soay sheep. *Science*, 292: 1528-1531.
- Coulson, T., Milener-Gulland, E. J., et Clutton-Brock, T. H.** 2000. The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 267: 1771-1779.
- Cousse, S.** 1994. La construction de l'espace-temps individuel et de l'organisation socio-spatial chez le sanglier (*Sus scrofa*). Une analyse systémique. Thèse de doctorat, Université de Toulouse: 71.
- Cousse, S., et Janeau, G.** 1991. Time budget and polyphasic activity in wild boar, *Sus scrofa*. In *Ongulés/Ungulates*. Edited by (Spitz, F., Janeau, G., Gonzalez, G. et Aulagnier, S.). IRGM, Paris-Toulouse. pp. 391-394
- Cousse, S., Quenette, P. Y., Janeau, G., Lauga, J., Cargnelutti, B., et Mann, C. S.** 1995. Ontogeny of the rest-activity rhythm in the Wild boar. *Z. Säuget.*, 60: 143-149.
- Crespi, B. J., et Yanega, D.** 1995. The definition of eusociality. *Behav. Ecol.*, 6: 109-115.
- Crocker, D. E., Williams, J. D., Costa, D. P., et Le Boeuf, B. J.** 2001. Maternal traits and reproductive effort in northern elephant seals. *Ecology*, 82: 3541-3555.
- Cronin, G. M., Simpson, G. J., et Hemsworth, P. H.** 1996. The effects of the gestation and farrowing environments on sow and piglet behaviour and piglet survival and growth in early lactation. *Appl. Animal Beha. Sc.*, 46: 175-192
- Courchamp, F., Grenfell, B., et Clutton-Brock, T. H.** 1999. Population dynamics of obligate cooperators. *Proceedings of Royal Society of London, B*, 266: 557-563
- Daan, S., et Tinbergen, J. M.** 1997. Adaptation of life histories. In *Behavioural Ecology, An Evolutionary Approach*. Edited by (Krebs, J. R. et Davies, N. B.). Oxford Oxford Univ. Press. pp. 311-333
- Dardaillon, M.** 1984. Le sanglier et le milieu camarguais, dynamique co-adaptative. Thèse de doctorat, Université de Toulouse: 345.
- Dardaillon, M.** 1986. Seasonal variations in habitat selection and spatial distribution of wild boar (*Sus scrofa*) in the camargue, southern France. *Behav. Proc.*, 13: 251-268.
- Dardaillon, M.** 1987. Seasonal feeding habits of the wild boar in a mediterranean wetland, the Camargue (Southern France). *Acta Theriol.*, 32: 389-401.
- Dardaillon, M.** 1988. Wild boar social grouping and their seasonal changes in the Camargue, southern France. *Z. Säuget.*, 53: 22-30.
- deJonge, F. H., Bokkers, E. A., Schouten, W. G. P., et Helmond, F. A.** 1996. Rearing piglets in a poor environment: developmental aspects of social stress in pigs. *Physiol. Behav.*, 60: 389-396.
- Dekker, J. J. A., Stein, A., et Heitkonig, I. M. A.** 2001. A spatial analysis of a population of red fox (*Vulpes vulpes*) in the Dutch coastal dune area. *J. Zool. (London)*, 255: 505-510.



- Delcroix, I.** 1989. Etude du groupe social chez le sanglier (*Sus scrofa*) en conditions de semi-liberté: sa fonction adaptative dans la reproduction et l'élevage des jeunes. Thèse de doctorat, Université de Paris XIII: 154.
- Delcroix, I., Mauget, R., et Signoret, J.-P.** 1990. Existence of synchronization of reproduction at the level of the social group of the european wild boar (*Sus scrofa*). *J. Reprod. Fert.*, 89: 613-617.
- Delcroix, I., Signoret, J.-P., et Mauget, R.** 1985. L'élevage en commun des jeunes au sein du groupe social chez le sanglier. *Journées Recherche porcine en France*, 17: 167-174.
- Deutsch, C. K., Lauer, E., Patel, N., et Mehta, C.** 2001. Exact nonparametric statistical methods in behavior analysis. *Experimental Analysis of Human Behavior Bulletin.*, 19: 19-21.
- Dexter, N.** 1999. The influence of pasture distribution, temperature and sex on home range size of feral pigs in a semi-arid environment. *Wildl. Res.*, 26: 755-762.
- D'Herbomez, S.** 1985. Les ongulés sauvages du Vercors : distribution spatio-temporelle, évaluation de l'influence des activités humaines, sylvicoles, agro-pastorales et de loisirs et des facteurs naturels. Thèse de doctorat, Université Grenoble 1: 271.
- Di Bitetti, M. S.** 2001. Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigrilus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *J. Zool. (London)*, 253: 33-45.
- Dixon, K. R., et Chapman, J. A.** 1980. Harmonic mean measure of animal activity. *Ecology*, 61: 1040-1044.
- Dobson, F. S.** 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Anim. Behav.*, 30: 1183-1192.
- Douaud, J. F.** 1983. Utilisation de l'espace et du temps et ses facteurs de modulation chez le sanglier (*Sus scrofa*) en milieu forestier ouvert (Massif des Dhuits, Haute Marne). Thèse de doctorat, Université de Strasbourg: 151.
- Doughty, P., et Shine, R.** 1997. Detecting life history trade-offs: measuring energy stores in "capital" breeders reveals costs of reproduction. *Oecologia*, 110: 508-513.
- Dugatkin, L. A.** 1997. *Cooperative among animals: An evolutionary perspective*. Oxford.
- Dunbar, R. I. M.** 1992. Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 31: 35-49.
- Dunbar, R. I. M., Buckland, D., et Miller, D.** 1990. Mating strategies of male feral goats: a problem in optimal foraging. *Anim. Behav.*, 40: 653-667.
- Dunn, J. E., et Gibson, P. S.** 1977. Analysis of radio telemetry data in studies of home range. *Biometrics*, 33: 85-101.
- Ebensperger, L. A., et Cofré, H.** 2001. On the evolution of group living in the new world cursorial hystricognath rodent. *Behav. Ecol.*, 12: 227-236.
- Ekvall, K.** 1998. Effects of social organization, age and aggressive behaviour on allosuckling in wild fallow deer. *Anim. Behav.*, 56: 695-703.
- Emlen, S. T.** 1982. The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *Am. Nat.*, 119: 29-39.
- Emlen, S. T.** 1991. Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. *In Behavioural ecology. An evolutionary approach.*, Edited by (Krebs, J. R. et Davies, N. B.). Oxford: Blackwell Scientific. pp. 301-337.
- Emlen, S. T.** 1995. An evolutionary theory of the family. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92: 8092-8099.
- Emlen, S. T.** 1997. Predicting family dynamics in social vertebrates. *In Behavioural Ecology, An Evolutionary Approach.* Edited by (Krebs, J. R. et Davies, N. B.). Oxford Blackwell Science. pp. 228-253.
- Emlen, S. T., et Oring, L. W.** 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- Emlen, S. T., Emlen, J. M., et Levin, S. A.** 1986. Sex-ratio selection in species with helpers-at-the-nest. *Am. Nat.*, 127: 1-8.
- Ericsson, G., Wallin, K., Ball, J. P., et Broberg, M.** 2001. Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces Alces*. *Ecology*, 82: 1613-1620.
- Estes, R. D., et Estes, R. K.** 1979. The birth and survival of wildebeest calves. *Z. Tierpsychol.*, 50: 45-95.
- Evans, R. M.** 1990. The relationship between parental input and investment. *Anim. Behav.*, 39: 797-798.
- Fanshawe, J. H. et Fitzgibbon, C. D.** 1993. Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Anim. Behav.* 45: 479-490.
- Fernandez-Llario, P., Carranza, J., et Hidalgo de Trucios, S.** 1996. Social organization of the wild boar (*Sus scrofa*) in Donana National Park. *Miscel-lania Zoologica*, 19: 9-18.



- Fernandez-Llario, P., Carranza, J., et Mateos-Quesada, P.** 1999. Sex allocation in a polygynous mammal with large litters : the wild boar. *Anim. Behav.*, 58: 1079-1084.
- Fernandez-Llario, P., et Mateos-Quesada, P.** 2003. Population structure of the wild boar (*Sus scrofa*) in two Mediterranean habitats in the western Iberian Peninsula. *Folia Zoologica*, 52: 143-148.
- Fernandez-Llario, P., Mateos-Quesada, P., Silverio, A., et Santos, P.** 2003. Habitat effects and shooting techniques on two wild boar (*Sus scrofa*) populations in Spain and Portugal. *Z. Jagd.*, 49: 120-129.
- Fernando, P., et Lande, R.** 2000. Molecular genetic and behavioral analysis of social organization in the Asian elephant (*Elephas maximus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 48: 84-91.
- Festa-Bianchet, M.** 1988. Birthdate and survival in bighorn lambs (*Ovis canadensis*). *J. Zool. (Lond.)*, 214: 653-661.
- Festa-Bianchet, M.** 1989. Individual differences, parasites, and the costs of reproduction for bighorn ewes (*Ovis canadensis*). *J. Anim. Ecol.*, 58: 785-795.
- Festa-Bianchet, M.** 1991. The social system of bighorn sheep : grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.*, 42: 71-82.
- Festa-Bianchet, M.** 1996. Offspring sex ratio studies of mammals: does publication depend upon the quality of research or the direction of the results? *Ecoscience*, 3: 42-44.
- Festa-Bianchet, M.** 1998. Condition-dependant reproductive success in bighorn ewes. *Ecol. Lett.*, 1: 91-94.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J. M., et Jorgenson, J. T.** 1998. Mass- and density-dependant reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *Am. Nat.*, 152: 367-379.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., et Côte, S. D.** 2003. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *J. Anim. Ecol.*, 72: 640-649.
- Festa-Bianchet, M., et Jorgenson, J. T.** 1998. Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behav. Ecol.*, 9: 144-150.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J. T., King, W. J., Smith, K. G., et Wishart, W. D.** 1996. The development of sexual dimorphism : seasonal and lifetime mass changes in bighorn sheep. *Can. J. Zool.*, 74: 330-342.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J. T., Lucherini, M., et Wishart, W. D.** 1995. Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology*, 76: 871-881.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J. T., et Réale, D.** 2000. Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. *Behav. Ecol.*, 11: 633-639.
- Festa-Bianchet, M., et King, W., J.** 1991. Effects of litter size and population dynamics on juvenile and maternal survival in columbian ground squirrels. *J. Anim. Ecol.*, 60: 1077-1090.
- Fietz, J.** 1999. Monogamy as a rule rather than exception in nocturnal lemurs: the case of the fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *Ethology*. Vol. 105, 259-272.
- Fischer, E. A.** 1980. The relationship between mating system and simultaneous hermaphroditism in the coral reef fish *Hypoplectrus nigricans* (Serranidae). *Anim. Behav.*, 52: 620-633.
- Focardi, S., Capizzi, D., et Monetti, D.** 2000. Competition for acorns among wild boar (*Sus scrofa*) and small mammals in a Mediterranean woodland. *J. Zool. (London)*, 250: 329-334.
- Focardi, S., Raganella Pelliccioni, E., Petrucco, R., et Toso, S.** 2002. Spatial patterns and density dependence in the dynamics of a roe deer (*Capreolus capreolus*) population in central Italy. *Oecologia*, 130: 411-419.
- Fournier, F., et Festa-Bianchet, M.** 1995. Social dominance in adult female mountain goats. *Anim. Behav.*, 49: 1449-1459.
- Frank, S. A.** 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 21: 13-55.
- Freeman, L. C., Freeman, S. C., et Romney, A. K.** 1992. The implications of social structure for dominance hierarchies in red deer, *Cervus elaphus*. *Anim. Behav.*, 44: 239-245.
- Fretwell, S. D., et Lucas, H. L.** 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biot.*, 19: 16-36.
- Gabor, T. M., et Hellgren, E. C.** 2000. Variation in peccary populations: landscape composition or competition by an invader? *Ecology*, 81: 2509-2524.
- Gabor, T. M., Hellgren, E. C., et Silvy, N. J.** 2001. Multi-scale habitat partitioning in sympatric suiforms. *J. Wild. Manage.*, 65: 99-110.
- Gabor, T. M., Hellgren, E. C., Van Den Bussche, R. A., et Silvy, N. J.** 1999. Demography, sociospatial behaviour and genetics of feral pigs (*Sus scrofa*) in a semi-arid environment. *J. Zool. (London)*, 247: 311-322.
- Gadgil, M., et Bossert, W. H.** 1970. Life historical consequences of natural selection. *Am. Nat.*, 104: 1-24.



- Gaillard, J. M., Vassant, J., et Klein, F. 1987. Quelques caractéristiques de la dynamique des populations de sangliers (*Sus scrofa scrofa*) en milieu chassé. *Gibier Faune Sauvage*, 4: 31-47.
- Gaillard, J.-M., Brandt, S., et Jullien, J.-M. 1993a. Body weight effect on reproduction of young wild boar (*Sus scrofa*) females: A comparative analysis. *Folia Zool.*, 42: 204-212.
- Gaillard, J.-M., Delorme, D., Jullien, J.-M., et Tatin, D. 1993b. Timing and synchrony of birth in roe deer. *J. Mamm.*, 74: 738-744.
- Gaillard, J.-M., Delorme, D., Van Laere, G., Duncan, P., et Lebreton, J.-D. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two constrained populations. *Oecologia*, 112: 502-513.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D., et Jorgenson, J. 2000a. Body mass and individual fitness in female ungulates : bigger is not always better. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 267: 471-477.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., et Yoccoz, N. G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.*, 13: 58-63.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A., et Toigo, C. 2000b. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 367-393.
- Gaillard, J.-M., Loison, A., Toigo, C., Delorme, D., et Van Laere, G. 2003. Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience*, 10: 412-420.
- Gaillard, J.-M., Pontier, D., Brandt, S., Jullien, J.-M., et Allainé, D. 1992a. Sex differentiation in postnatal growth rate : a test in a wild boar population. *Oecologia*, 90: 167-171.
- Gaillard, J.-M., Sempéré, A. J., Boutin, J.-M., Van Laere, G., et Boisaubert, B. 1992b. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Can. J. Zool.*, 70: 1541-1545.
- Gallant, B. Y., Réale, D., et Festa-Bianchet, M. 2001. Does mass change of primiparous bighorn ewes reflect reproductive effort ? *Can. J. Zool.*, 79: 312-318.
- Gallo Orsi, U., Macchi, E., Perrone, A., et Durio, P. 1995. Biometric data and growth rates of a wild boar population living in the Italian Alps. *IBEX, J.M.E.*, 3: 60-63.
- Genov, P. 1981. Significance of natural biocenoses and agrocenoses as the source of food for wild boar (*Sus scrofa*). *Ecol. Pol.*, 29: 117-136.
- Gerard, J. F., Cargnelutti, B., et Spitz, F. 1992. Relation entre anisotropie de l'occupation de l'espace et dispersion : un exemple chez le sanglier du sud-ouest de la France. *Mammalia*, 56: 177-187.
- Gerard, J. F., Cargnelutti, B., Spitz, F., Valet, G., et Sardin, T. 1991. Habitat use of wild boar in a french agroecosystem from late winter to early summer. *Acta Theriol.*, 36: 119-129.
- Germain, S. 2004. Effet maternel chez le sanglier (*Sus scrofa scrofa*). In: *DEA, Université de Lyon 1*.
- Gillespie, T. R., et Chapman, C. A. 2001. Determinants of group size in the red colobus monkey (*Procolobus badius*): an evaluation of the generality of the ecological-constraints model. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50: 329-338.
- Ginsberg, J. R., et Young, T. P. 1992. Measuring association between individuals or groups in behavioural studies. *Anim. Behav.*, 44: 377-379.
- Gipson, P. S., Hlavachick, B., et Berger, T. 1998. Range expansion by wild hogs across the central United States. *Wildl. Soc. Bull.*, 26: 279-286.
- Giraldeau, L.-A., et Gillis, D. 1985. Optimal group size can be stable: a reply to Sibly. *Anim. Behav.*, 33: 666-667.
- Giraldeau, L.-A. et T. Caraco. 2000. *Social Foraging Theory*. Princeton University Press.
- Goossens, B., Graziani, L., Waits, L. P., Farand, E., Magnolon, S., Coulon, J., Bel, M. C., Taberlet, P., et Allainé, D. 1998. Extra-pair paternity in the monogamous alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 43: 281-288.
- Gorecki, M. T. 2003. Sex ratio in litters of domestic pigs (*Sus scrofa f. domestica* Linnaeus, 1758). *Biol. Lett.*, 40: 111-118.
- Gould, S. J., et Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3, 115-151.
- Goulding, M. J., Roper, T. J., Smith, G. C., et Baker, S. J. 2003. Presence of free-living wild boar *Sus scrofa* in southern England. *Wildl. Biol.*, 9: 15-20.
- Gowaty, P. A., et Lennartz, M. R. 1985. Sex-ratios of nestling and fledgling red-cockaded woodpeckers (*Picoides borealis*) favor males. *Am. Nat.*, 126: 347-353.
- Grafen, A.J. 1982. How not to measure inclusive fitness. *Nature, Lond.*, 298, 425.
- Grafen, A. J. 1990. Biological signals as handicaps. *J. Theor. Biol.*, 144: 517-546.
- Grant, P. R. 1986 *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press. Princeton, N.J.
- Graves, H. B. 1984. Behavior and ecology of wild and feral swine (*Sus scrofa*). *J. Anim. Sci.*, 58: 482-492.



- Green, W. C. H., Griswold, J. G., et Rothstein, A.** 1989. Post-weaning associations among bison mothers and daughters. *Anim. Behav.*, 38: 847-858.
- Green, W. C. H., et Rothstein, A.** 1991. Trade-offs between growth and reproduction in female bison. *Oecologia*, 86: 521-527.
- Greenwood, P. J.** 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.*, 28: 1140-1162.
- Griffin, A., et West, S. A.** 2003. Kin discrimination and benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. *Science*, 302: 634-636.
- Gross, J. E., Alkon, P. U., et Demment, M. W.** 1995. Grouping patterns and spatial segregation by Nubian ibex. *J. Arid Envir.*, 30: 423-439.
- Gueron, S., Levin, S. A., et Rubenstein, D. I.** 1996. The dynamics of herds: From individuals to aggregations. *J. Theor. Biol.*, 182: 85-98.
- Guilhem, C., Gerard, J.-F., et Bideau, E.** 2002. Rank acquisition through birth order in mouflon sheep (*Ovis gmelini*) ewes. *Ethology*, 108: 63-73.
- Guinness, F. E., Clutton-Brock, T. H., et Albon, S. D.** 1978. Factor affecting calf mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *J. Anim. Ecol.*, 47: 817-832.
- Guinness, F. E., Hall, M. J., et Cockerill, R. A.** 1979. Mother-offspring association in red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. *Anim. Behav.*, 27: 536-544.
- Gundlach, H.** 1968. Brutfursorge, Brutpflege, Verhaltenontogenese und Tagesperiodik beim Europäischen Wildschwein (*Sus scrofa*). *Z. Tierpsychol.*, 25: 955-995.
- Hacklander, K., Mostl, E., et Arnold, W.** 2003. Reproductive suppression in female Alpine marmots, *Marmota marmota*. *Anim. Behav.*, 65.
- Hamilton, W. D.** 1964. The genetic evolution of social behaviour. *J. Theor. Biol.*, 7: 1-52.
- Hampton, J., Pluske, J. R., et Spencer, P. B. S.** 2004. A preliminary genetic study of the social biology of feral pigs in south-western Australia and the implications for management. *Wildl. Res.*, 31: 375-381.
- Hansteen, T. L., Andreassen, H. P., et Ims, R. A.** 1997. Effects of spatiotemporal scale on autocorrelation and home range estimators. *J. Wild. Manage.*, 61: 280-290.
- Hårdling, R., Kokko, H., et Arnold, K. E.** 2003. Dynamics of the Caring Family. *Am. Nat.*, 161: 395-412.
- Hare, J. F., et Murie, J. O.** 1992. Manipulation of litter size reveals no cost of reproduction in Columbian ground squirrels. *J. Mamm.*, 73: 449-454.
- Harris, S., Cresswell, W. J., Forde, P. G., Trehwella, W. J., Woollars, T., et Wray, S.** 1990. Home-range analysis using radio-tracking data- a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Rev.*, 20: 97-123.
- Hastings, K. K., et Testa, W.** 1998. Maternal and birth colony effects on survival of Weddell seal offspring from McMurdo Sound, Antarctica. *J. Anim. Ecol.*, 67: 722-740.
- Hatchwell, B. J., et Komdeur, J.** 2000. Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. *Anim. Behav.*, 59: 1079-1086.
- Helle, T., et Aspi, J.** 1983. Does herd formation reduce insect harassment among reindeer? A field experiment with animal traps. *Acta Zool.*, 175: 129-131.
- Hemelrijk, C. K.** 1990. Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Anim. Behav.*, 39: 1013-1029.
- Henry, V. G.** 1968. Length of oestrous cycle and gestation in European wild hogs. *J. Wildl. Manage.*, 32: 406-408.
- Henzi, S. P., Lycett, J. E., et Piper, S. E.** 1997. Fission and troop size in a mountain baboon population. *Anim. Behav.*, 53: 525-535.
- Herrera, E. A., et Macdonald, D. W.** 1989. Resource utilization and territoriality in group-living capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *J. Anim. Ecol.*, 58: 667-679.
- Higashi, M., et Yamamura, N.** 1993. What determines animal group size? Insider-Outsider conflict and its resolution. *Am. Nat.*, 142: 553-563.
- Hill, R. A., Lycette, J. E., et Dunbar, R. I. M.** 2000. Ecological and social determinants of birth intervals in baboons. *Behav. Ecol.*, 11: 560-564.
- Hinde, R.A.** 1983. Ultimate factors determining individual strategies, relationships, and social structure: General. In: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach* (Ed. by R.A. Hinde), pp. 250-255. Blackwell, London.
- Hirsh, D. H., et McCullough, D. R.** 1977. Evolution of alarm signals in ungulates with special reference to white-tailed deer. *Am. Nat.*, 111: 31-42.
- Hirotsu, A.** 1990. Social organization of reindeer (*Rangifer tarandus*) with special reference to relationships among females. *Can. J. Zool.*, 68: 743-749.



- Hoi-Leitner, M., Hoi, H., Romero-Pujante, M., et Valera, F.** 1999. Female extra-pair behaviour and environmental quality in the serin (*Serinus serinus*): a test of the 'constrained female hypothesis'. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 266: 1021-1026.
- Holekamp, K. E., et Smale, L.** 1995. Rapid change in offspring sex ratios after clan fission in the spotted hyena. *Am. Nat.*, 145: 261-278.
- Holekamp, K. E., Smale, L., Berg, R., et Cooper, S. M.** 1997. Hunting rates and hunting success in the spotted hyaena. *J. Zool. (London)*, 242: 1-15.
- Holiday, T.** 1982. *Sexual strategy*. Chicago University of Chicago Press.
- Holmes, W. G.** 1986. Kin recognition by phenotype matching in female Belding's ground squirrels, *Spermophilus beldingi*. *Anim. Behav.*, 34: 38-47.
- Hone, J.** 1995. Spatial and temporal aspects of vertebrate pest damage with emphasis on feral pigs. *J. Appl. Ecol.*, 32: 311-319.
- Hone, J.** 2002. Feral pigs in Namadgi National Park, Australia: dynamics, impacts and management. *Biol. Conserv.*, 105: 231-242.
- Hooge, P. N., et Eichenlaub, B.** 1997. Animal movement extension to ArcView. Version 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, Alaska, USA.
- Hoogland, J. L.** 1981. Sex ratio and Local Ressource Competition. *Am. Nat.*, 117: 796-797.
- Hoogland, J. L.** 1995. *The black-tailed prairie dog*. Chicago University of Chicago press.
- Hoogland, J. L.** 1998. Why do female Gunnison's prairie dogs copulate with more than one male? *Anim. Behav.*, 55: 351-359.
- Hsu, M. J., et Lin, J.-F.** 2001. Troop size and structure in free-ranging formosan macaques (*Macaca cyclopis* at Mt. Longevity, Taiwan. *Zool. Studies*, 40: 46-60.
- Huber, S., Millesi, E., Walzl, M., Dittami, J., et Arnold, W.** 1999. Reproductive effort and costs of reproduction in female European ground squirrels. *Oecologia*, 121: 19-24.
- Humphries, M. M., et Boutin, S.** 2000. The determinants of optimal litter size in free-ranging red squirrels. *Ecology*, 81: 2867-2877.
- Ilse, L. M., et Hellgren, E. C.** 1995. Resource partitioning in sympatric populations of collared peccaries and feral hogs in southern Texas. *J. Mamm.*, 76: 784-799.
- Ims, R., A.** 1987. Responses in spatial organization and behaviour to manipulation of the food resource in the vole *Clethrionomys rufocanus*. *J. Anim. Ecol.*, 56: 585-596.
- Ims, R. A.** 1990. The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends Ecol. Evol.*, 5: 135-140.
- Isbell, L. A.** 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behav. Ecol.*, 2: 143-155.
- Jamieson, I. G.** 1997. Testing reproductive skew models in a communally breeding bird, the pukeko, *Porphyrion porphyrion*. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 264: 335-340.
- Janeau, G.** 1994. Variabilité comportementale de l'occupation de l'espace et de l'utilisation du temps chez le sanglier (*Sus scrofa*) : mise en oeuvre de la radiolocalisation et de la biotélémétrie. Thèse de doctorat, Université de Toulouse: 66.
- Janeau, G., Cousse, S., Cargnelutti, B., et Spitz, F.** 1995. Le rôle des déplacements journaliers dans l'organisation socio-spatiale des populations de sangliers (*Sus scrofa*). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 50: 35-48.
- Janeau, G., Dardaillon, M., et Spitz, F.** 1988. Influence de la mortalité précoce des femelles sur l'organisation sociale du sanglier (*Sus scrofa*). *Cahiers d'ethologie appliquée*, 8: 429-436.
- Janeau, G., et Spitz, F.** 1984. L'espace chez le sanglier : occupation et mode d'utilisation journalier. *Gibier Faune Sauvage*, 1: 73-89.
- Jarman, P. J.** 1974. The social organisations of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48: 215-267.
- Jennions, M. D., et Macdonald, D. W.** 1994. Cooperative breeding in mammals. *Trends Ecol. Evol.*, 9: 89-93.
- Jennions, M. D., et Petrie, M.** 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol. Rev.*, 75: 21-64.
- Jennrich, R. L., et Turner, F. B.** 1969. Measurement of non-circular home range. *J. Theor. Biol.*, 22: 227-237.
- Jensen, P.** 1986. Observations on the maternal behaviour of free-ranging domestic pig. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 16: 131-142.
- Jensen, P., Floren, K., et Hobroh, B.** 1987. Peri-parturient changes in behaviour in free-ranging domestic pigs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 17: 69-76.
- Jensen, S. P., Siefert, L., Okori, J. J. L., et Clutton-Brock, T. H.** 1999. Age-related participation in allosuckling by nursing warthogs (*Phacochoerus africanus*). *J. Zool. (London)*, 248: 443-449.



- Johnstone, R. A.** 2000. Models of reproductive skew: A review and synthesis. *Ethology*, 106: 5-26.
- Jönsson, K. I.** 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 78: 57-66.
- Jorgenson, J. T., Festa-Bianchet, M., Lucherini, M., et Wishart, W. D.** 1993. Effects of body size, population density, and maternal characteristic on age at first reproduction in bighorn ewes. *Can. J. Zool.*, 71: 2509-2517.
- Judas, J.** 1999. Ecologie du Pecari à collier *Tayassu tajacu* en forêt tropicale humide de Guyane française. Thèse de doctorat, Université de Tours: 1-235.
- Judas, J., et Henry, O.** 1999. Seasonal variation of home range of Collared Peccary in tropical rain forest of French Guiana. *J. Wildl. Manage.*, 63: 546-552.
- Jullien, J. M., Brandt, S., et Vassant, J.** 1990a. Sélectivité de cinq modes de piégeage pour le sanglier. Actes du symposium sur les techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages -Méze, Hérault.: 95-101.
- Jullien, J. M., Vassant, J., et Brandt, S.** 1990b. Mise au point d'un collier émetteur extensible pour sanglier (*Sus scrofa scrofa*) après l'étude du développement de l'encolure chez l'espèce. *Gibier Faune Sauvage*, 7: 377-387.
- Kappeler, P.M., van Schaik, C.P.** 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology* 23, 707-740
- Kareem, A. M., et Barnard, C. J.** 1982. The importance of kinship and familiarity in social interactions between mice. *Anim. Behav.*, 30: 594-601.
- Kaufmann, J. H.** 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol. Rev.*, 58: 1-20.
- Keller, L., et Ross, K. G.** 1998. Selfish genes: a green beard in the red fire ant. *Nature*, 394: 573-575.
- Kelt, D. A., et Van Vuren, D.** 1999. Energetic constraints and the relationship between body size and home range area in mammals. *Ecology*, 80: 337-340.
- Kenward, R. E.** 1987. *Wildlife radio tagging: equipment, field techniques and data analysis*. London.
- Kenward, R. E., Clarke, R. T., Hodder, K. H., et Walls, S. S.** 2001. Density and linkage estimators of home range: nearest-neighbor clustering defines multinuclear cores. *Ecology*, 82: 1905-1920.
- Kerth, G., et Konig, B.** 1999. Fission, fusion and nonrandom associations in female bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour*, 136: 1187-1202.
- Kiltie, R. A., et Terborgh, J.** 1983. Observations on the behavior of rain forest peccaries in Peru: Why do white-lipped peccaries form herds ? *Z.Tierpsychol.*, 62: 241-255.
- Koivula, M., Koskela, E., Mappes, T., et Oksanen, T. A.** 2003. Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in the bank vole. *Ecology*, 84: 398-405.
- Kojola, I.** 1997. Behavioural correlates of female social status and birth mass of male and female calves in reindeer. *Ethology*, 103: 809-814.
- Kokko, H.** 2003. Are reproductive skew models evolutionarily stable. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 270: 265-270.
- Kokko, H., Johnstone, R. A., et Clutton-Brock, T. H.** 2001. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 268: 187-196.
- Kondeur, J., Daan, S., Tinbergen, J., et Mateman, C.** 1997. Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature*, 385: 522-525.
- König, B.** 1997. Cooperative Care of Young in Mammals. *Naturwissenschaften*, 84: 95-104.
- Kotanen, P. M.** 1995. Responses of vegetation to a changing regime of disturbance: effects of feral pigs in a California coastal prairie. *Ecography*, 18: 190-199.
- Kraaijeveld-Smit, F. J. L., Ward, S. J., et Temple-Smith, P. D.** 2002. Multiple paternity in a field population of a small carnivorous marsupial, the agile antechinus, *Antechinus agilis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 52: 84-91.
- Krause, J., et Ruxton, G. D.** 2002. *Living in group*. Oxford Series in Ecology and Evolution.
- Krebs, J. R., et Davies, N. B.** 1998. *Behavioural Ecology, An Evolutionary Approach*. Oxford Oxford Univ. Press.
- Kruuk, L. E. B., Clutton-Brock, T. H., Rose, E., et Guinness, F. E.** 1999. Early determinants of lifetime reproductive success differ between the sexes in red deer. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 266: 1655-1662.
- Lacki, M. J., et Lancia, R. A.** 1986. Effects of wild pigs on beech growth in Great Smokey Mountains National Park. *J. Wildl. Manage.*, 50: 655-659.
- Lambin, X.** 1994. Sex ratio variation in relation to female philopatry in Townsend's voles. *J. Anim. Ecol.*, 63: 945-953.



- Lambin, X., et Yoccoz, N. G.** 2001. Adaptive precocial reproduction in voles: reproductive costs and multivoltine life-history strategies in seasonal environments. *J. Anim. Ecol.*, 70: 191-200.
- Lawrence, A. B.** 1990. Mother-daughter and peer relationships of Scottish hill sheep. *Anim. Behav.*, 39: 481-486.
- Lawrence, A.B.; Petherick, J.C.; Mclean, K.; Deans, I.; Chirnside, J.; Vaughan, A.; Clutton, E.; Terlouw, E.M.C.** 1994. The effect of environment on behaviour, plasma cortisol and prolactin in parturient sows. *Appl. Animal Behav. Sc.*, 23, 313-330.
- Lazo, A.** 1994. Social segregation and maintenance of social stability in a feral cattle population. *Anim. Behav.*, 48: 1133-1141.
- Le Pendu, Y., Briedermann, L., Gerard, J. F., et Maublanc, M. L.** 1995. Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behav. Processes*, 34: 67-80.
- Leaper, R., Massei, G., Gorman, M. L., et Aspinall, R.** 1999. The feasibility of re-introducing wild boar (*Sus scrofa*) to Scotland. *Mammal Rev.*, 29: 239-259.
- Lefebvre, D., Ménard, N., et Pierre, J. S.** 2003. Modelling the influence of demographic parameters on group structure in social species with dispersal asymmetry and group fission. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 53: 402-410.
- Lehmann, J., et Boesch, C.** 2004. To fission or to fusion: effects of community size on wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) social organisation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 56: 207-216.
- Lewontin, R.C.** 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Columbia University Press. New York.
- Lewis, S. E., et Pusey, A. E.** 1997. Factors influencing the occurrence of communal care in plural breeding mammals. In *Cooperative breeding in mammals*. Edited by (Solomon, N. G. et French, J. A.). Cambridge University Press. pp. 335-363.
- L'Heureux, N., Lucherini, M., Festa-Bianchet, M., et Jorgenson, J. T.** 1995. Density-dependant mother-yearling association in bighorn sheep. *Anim. Behav.*, 49: 901-910.
- Linden, M., et Møller, A. P.** 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 367-371.
- Lindström, J.** 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol. Evol.*, 14: 343-348.
- Lindstrom, J., et Kokko, H.** 2002. Cohort effects and population dynamics. *Ecol. Lett.*, 5: 338-344.
- Lingle, S.** 2003. Group composition and cohesion in sympatric white-tailed deer and mule deer. *Can. J. Zool.*, 81: 1119-1130.
- Linnell, J. D. C., et Andersen, R.** 1998. Timing and synchrony of birth in a hider species, the roe deer *Capreolus capreolus*. *J. Zool. (London)*, 244: 497-504.
- Lott, D. F., et Minta, S. C.** 1983. Random individual association and social group instability in American bison (*Bison bison*). *Z. Tierpsych.*, 61: 153-172.
- Lucas, J. R., Creel, S. R., et Waser, P. M.** 1997. Dynamic optimization and cooperative breeding: an evaluation of future fitness effects. In *Cooperative breeding in mammals*. Edited by (Solomon, N. G. et French, J. A.). Cambridge University Press.
- Lunn, N. J., Boyd, I. L., Barton, T., et Croxall, J. P.** 1993. Factors affecting the growth rate and weaning mass of Antarctic fur seal pups at Bird Island, South Georgia. *J. Mammal.*, 74: 908-919.
- MacDonald, A. A., et Fradrich, H.** 1991. Pigs and peccaries : what are they? In *Biology of suidae*. Edited by (Barrett, R. H. et Spitz, F.). Briançon. pp. 7-19.
- Macdonald, D. W.** 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301: 379-384.
- Maillard, D.** 1996. Occupation et utilisation de la garrigue et du vignoble méditerranéens par le sanglier (*Sus scrofa*). Thèse -Aix-Marseille III: 202.
- Maillard, D., Fournier, P., et Lagarrigue, V.** 1995a. Organisation spatiale des sites de repos des sangliers en milieu méditerranéen. *Forêt Méditerranéenne*, 16: 313-324.
- Main, M. B., Weckerly, F. W., et Bleich, V. C.** 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *J. Mamm.*, 77: 449-461.
- Mann, J., Connor, R., C., Barre, L. M., et Heithaus, M. R.** 1999. Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) : life history, habitat, provisioning, and group-size effects. *Behav. Ecol.*, 11: 210-219.
- Mappes, T., Koskela, E., et Ylonen, H.** 1995. Reproductive costs and litter size in the bank vole. *P. Roy. Soc. Lond. B*, 261: 19-24.
- Marshall, T. C., Slate, J., Kruuk, L. E. B., et Pemberton, J. M.** 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Mol. Ecol.*, 7: 639-655.
- Martys, M.** 1982. Gehegebeobachtungen zur geburts und reproduktion biologie des Europäischen Wildschweines (*Sus scrofa* L.). *Z. Säuget.*, 47: 100-113.



- Martys, M. F.** 1991. Social organization and behavior in the suidae and tayassuidae. In *Biology of suidae*. Edited by (Barett, R. H. et Spitz, F.). Briançon IRGM. pp. 65-77
- Mason, D. R.** 1982. *Studies on the biology and ecology of the warthog (Phacochoerus aethiopicus sundevalli)*.
- Massei, G., Genov, P. V., Staines, B. W., et Gorman, M. L.** 1997a. Mortality of wild boar, *Sus scrofa*, in a Mediterranean area in relation to sex and age. *J. Zool. (London)*, 242: 394-400.
- Massei, G., Genov, P. V., Staines, B. W., et Gorman, M. L.** 1997b. Factors influencing home range and activity of wild boar (*Sus scrofa*) in a Mediterranean coastal area. *J. Zool. (London)*, 242: 411-423.
- Matschke, G. H.** 1967. Aging European wild hogs by dentition. *J. Wild. Manage.*, 31: 109-113.
- Mauget, R.** 1980. Régulations écologique, comportementales et physiologiques (fonction de reproduction) de l'adaptation du sanglier, *Sus scrofa*, au milieu. Thèse de 3ème cycle, Université Tours: 355.
- Mauget, R.** 1982. Seasonality of reproduction in the wild boar. In *Control of pig reproduction*. Edited by (Cole, D. J. A. et Foxcroft, G. R.). London Butterworths. pp. 509-526
- Mauget, R., Campan, R., Spitz, F., Dardaillon, M., Janeau, G., et Pepin, D.** 1984. Synthèse des connaissances actuelles sur la biologie du sanglier, perspectives de recherche. Symposium international sur le sanglier, Toulouse, Colloques de l'INRA n°22: 15-50.
- Mauritzen, M., Derocher, A. E., et Wiig, E.** 2001. Space-use strategies of female polar bears in a dynamic sea ice habitat. *Can. J. Zool.*, 79: 1704-1713.
- Maynard Smith, J.** 1964. Group selection and kin selection. *Nature*, 201: 1145-1147.
- Maynard Smith, J.** 1980. A new theory of sexual investment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7: 247-251.
- McAdam, A. G., et Boutin, S.** 2003. Effects of food abundance on genetic and maternal variation in the growth rate of juvenile red squirrels. *J. Evol. Biol.*, 16: 1249-1256.
- Meese, G. B., et Ewbank, R.** 1975. Effects of olfactory bulb ablation on maternal behaviour in sows. *Appl. Anim. Ethol.*, 1: 379-386.
- Meikle, D., Drickamer, L., Vessey, S., Rosenthal, T.L., et Fitzgerald, K.** 1993. Maternal dominance rank and secondary sex ratio in domestic swine. *Anim. Behav.*, 46: 79-85.
- Meikle, D. B., Drickamer, L. C., Vessey, S. H., Arthur, R. D., et Rosenthal, T. L.** 1996. Dominance rank and parental investment in swine (*Sus scrofa domestica*). *Ethology*, 102: 969-978.
- Meikle, D. B., Vessey, S. H., et Drickamer, L. C.** 1997. Testing models of adaptive adjustment of secondary sex ratio in domestic swine. *Anim. Behav.*, 53: 428-431.
- Meikle, D. B., Vessey, S. H., et Drickamer, L. C.** 1998. Mechanisms of sex-ratio adjustment in domestic swine: reply to James. *Anim. Behav.*, 55: 770-772.
- Melnick, D. J., et Kidd, K. K.** 1983. The Genetic Consequences of Social Group Fission in a Wild Population of Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12: 229-236.
- Ménard, N., et Vallet, D.** 1993. Dynamics of fission in a wild Barbary macaques group (*Macaca sylvanus*). *Int. J. Primatol.*, 14: 479-500.
- Mendl, M., Broom, D. M., et Zanella, A. J.** 1998. Multiple mechanisms may affect birth sex ratio in domestic pigs. *Anim. Behav.*, 55: 773-776.
- Mendl, M., Zanella, A. J., Broom, D. M., et Whittemore, C. T.** 1997. Studying birth sex ratio in domestic pigs. *Anim. Behav.*, 53: 432-435.
- Mendl, M., Zanella, A. J., Broom, D. M., et Whittemores, C. T.** 1995. Maternal social status and birth sex ratio in domestic pigs : an analysis of mechanisms. *Anim. Behav.*, 50: 1361-1370.
- Millar, J. S., Derrickson, E. M., et Share, S. T. P.** 1992. Effects of reproduction on maternal survival and subsequent reproduction in northern *Peromyscus maniculatus*. *Can. J. Zool.*, 70: 1129-1134.
- Mitchell, B., McCowan, D., et Nicholson, I. A.** 1976. Annual cycles of body weight and condition in Scottish red deer. *J. Zool. (London)*, 180: 107-127.
- Moehlman, P. D., et Hofer, H.** 1997. Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass. In *Cooperative breeding in mammals*. Edited by (Solomon, N. G. et French, J. A.). Cambridge Cambridge Univ. Press. pp. 76-128
- Mohr, C. O.** 1947. Table of equivalent populations in North American small mammals. *American Midland Naturalist*, 37: 223-249.
- Morini, P., Boitani, L., Mattei, L., et Zagarese, B.** 1995. Space use by penraised wild boars (*Sus scrofa*) released in Tuscany (central Italy) - II: home range. *IBEX, J.M.E.*, 3: 112-116.
- Mumme, R. L.** 1997. A bird's-eye view of mammalian cooperative breeding. In *Cooperative breeding in mammals*. Edited by (Solomon, N. G. et French, J. A.). Cambridge University Cambridge Press
- Mundry, R., et Fischer, J.** 1998. Use of statistical programs for nonparametric tests of small samples often leads to incorrects P values : examples from *Anim. Behav.*. *Anim. Behav.*, 56: 256-259.
- Murie, J. O., et Dobson, F. S.** 1987. The costs of reproduction in female columbian ground squirrels. *Oecologia*, 73: 1-6.



- Neuhaus, P.** 2000. Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 48: 75-83.
- Neuhaus, P., Broussard, D. R., Murie, J. O., et Dobson, F. S.** 2004. Age of primiparity and implications of early reproduction on life history in female Columbian ground squirrels. *J. Anim. Ecol.*, 73: 36-43.
- Neuhaus, P., et Ruckstuhl, K. E.** 2002. The link between sexual dimorphism, activity budgets, and group cohesion: the case of the plains zebra (*Equus burchelli*). *Can. J. Zool.*, 80: 1437-1441.
- Nevison, C. M.** 1997. Social rank and birth sex ratios in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 51: 285-291.
- Nilsen, E. B., Linnell, J. D. C., et Andersen, R.** 2004. Individual access to preferred habitat affects fitness components in female roe deer *Capreolus capreolus*. *J. Anim. Ecol.*, 73: 44-50.
- Nunn, C. L., et Pereira, M. E.** 2000. Group histories and offsprings sex ratios in ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 48: 18-28.
- Oi, T.** 1988. Sociological study on the troop fission of wild japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima island. *Primates*, 29: 1-19.
- Oliver, W. R. L.** 1995. Taxonomy and conservation status of the suiformes-an overview. *IBEX, J.M.E.*, 3: 3-5.
- Oliver, W. R. L., et Brisbin, I. L.** 1993. Introduced and feral pigs: problems, policy and priorities. In *Pigs, peccaries, and hippos*. Edited by (Oliver, W. R. L.). IUCN, Switzerland. pp. 179-191
- O'Riain, M. J., et Jarvis, J. U. M.** 1998. The dynamics of growth in naked mole-rats: the effects of litter order and changes in social structure. *J. Zool. (London)*, 246: 49-60.
- Ozoga, J. J., et Verme, L. J.** 1986. Relation of maternal age to fawn-rearing success in white-tailed deer. *J. Wild. Manage.*, 50: 480-486.
- Packer, C., Herbst, L., Pusey, A. E., Bygott, J., Hanby, J., Cairns, S., et Mulder, M.** 1988. Reproductive success of lions. In *Reproductive success*. Edited by (Clutton-Brock, T. H.). Chicago University of Chicago Press. pp. 363-383
- Packer, C., Lewis, S., et Pusey, A.** 1992. A comparative analysis of non-offspring nursing. *Anim. Behav.*, 43: 265-281.
- Pamilo, P., et Crozier, R. H.** 1996. Reproductive skew simplified. *Oikos*, 75: 533-535.
- Partridge, L., et Harvey, P. H.** 1985. Costs of reproduction. *Nature*, 316: 20-21.
- Pech, R., et McIlroy, J. C.** 1990. A model of the velocity of advance of foot-and-mouth disease in feral pigs. *J. Appl. Ecol.*, 25: 635-650.
- Penzhorn, B. L.** 1984. A long term study of social organization and behaviour of Cape Mountain zebras *Equus zebra zebra*. *Z.Tierpsychol.*, 64: 97-146.
- Pepin, d., Spitz, F., Janeau, G., et Valet, G.** 1987. Dynamics of reproduction and development of weight in the Wild boar (*Sus scrofa*) in South-West France. *Z. Säuget.*, 52: 21-30.
- Pepper, J. W.** 1996. Using group composition data to measure social affinity: a new method. In : *The behavioural ecology of the Glossy Black-Cockatoo, *Calyptorhynchus lathami halmaturinus**. Ph.D thesis, University of Michigan: pp. 209-239.
- Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Duncan, P., Ouellet, J.-P., et Van Laere, G.** 2001. Population density and small-scale variation habitat quality affect phenotypic quality in roe deer. *Oecologia*, 128: 400-405.
- Pitcher, T. J.** (1983) Heuristic definitions of fish shoaling behavior. *Anim. Behav.* 31, 611-613.
- Poizat, G., Rosecchi, E., et Crivelli, A. J.** 1999. Empirical evidence of a trade-off between reproductive effort and expectation of future reproduction in female three-spined sticklebacks. *P. Roy. Soc. Lond. B*, 266: 1543-1548.
- Pomeroy, P. P., Anderson, S. S., Twiss, S. D., et McConnell, B. J.** 1994. Dispersion and site fidelity of breeding female grey seals (*Halichoerus grypus*) on North Rona, Scotland. *J. Zool. (London)*, 233: 429-448.
- Post, E., et Forchhammer, M. C.** 2002. Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate. *Nature*, 420: 168-172.
- Prévot-Julliard, A.-C., Henttonen, H., Yoccoz, N. G., et Stenseth, N.** 1999. Delayed maturation in female bank voles: optimal decision or social constraint. *J. Anim. Ecol.*, 57: 573-586.
- Pulliam, H. R.** 1976. The principle of optimal behavior and the theory of communities. In *Perspectives in ethology* (P. H. Klopfer and P. G. Bateson, Eds.). New York, Plenum Press. pp. 311-332



- Pulliam, H. R., et Caraco, T.** 1984. Living in groups: is there an optimal group size? *In* Behav. Ecol.: An Evolutionary Approach. Edited by (Krebs, J. R. et Davies, N. B.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer. pp. 122-147.
- Pusey, A. E., et Packer, C.** 1997. The ecology of relationships. *In* Behavioural Ecology, An Evolutionary Approach. Edited by (Krebs, J. R. et N.B. Davies). Oxford Blackwell Science. pp. 254-283
- Queller, D. C.** 1992. Does population viscosity promote kin selection. *Trends Ecol. Evol.*, 7: 322-324.
- Radespiel, U., Dal Secco, V., Drogemuller, C., Braune, P., Labes, E., et Zimmermann, E.** 2002. Sexual selection, multiple mating and paternity in grey mouse lemurs, *Microcebus murinus*. *Anim. Behav.*, 63: 259-268.
- Ranta, E., Rita, H., et Lindström, K.** 1993. Competition versus cooperation-success of individuals foraging alone and in group. *Am. Nat.*, 142: 42-58.
- Read, A. F., et Harvey, P. A.** 1989. Life history differences among the eutherian radiations. *J. Zool. (London)*, 219: 329-353.
- Réale, D.** 1997. Ressources trophiques et reproduction chez les mammifères et les oiseaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 52: 369-410.
- Réale, D., Festa-Bianchet, M., et Jorgenson, J. T.** 1999. Heritability of body mass varies with age and season in wild bighorn sheep. *Heredity*, 83: 526-532.
- Rees J. A., Harvey P. H.** 1991. The evolution of mating systems. *In*: Mating and Marriage (ed. Caryl VH), pp. 3 -45. Cambridge University Press, Cambridge
- Reimer, E.** 1983. Reproduction in wild reindeer in Norway. *Can. J. Zool.*, 61: 211-217.
- Reinhardt, V., et Reinhardt, A.** 1981. Cohesive relationships in a cattle herd (*Bos indicus*). *Behaviour*, 77: 121-151.
- Reiter, J., Panken, K. J., et LeBoeuf, B. J.** 1981. Female competition and reproductive success in northern elephant seals. *Anim. Behav.*, 29: 670-687.
- Reiter, J., Stinson, N. L., et Le Boeuf, B. J.** 1978. Northern elephant seal development: the transition from weaning to nutritional independence. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3: 337-367.
- Revilla, E., et Palomares, F.** 2002. Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles*. *J. Anim. Ecol.*, 71: 497-512.
- Reznick, D.** 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44: 257-267.
- Reznick, D.** 1992. Measuring the costs of reproduction. *Trends Ecol. Evol.*, 7: 42-45.
- Reznick, D., Nunney, L., et Tessier, A.** 2000. Big houses, big cars, superfleas and the cost of reproduction. *Trends Ecol. Evol.*, 15: 421-425.
- Ridley M.**, 1997. Evolution biologique. DeBoeck Université, Paris, Bruxelles
- Risch, T. S., Dobson, F. S., et Murie, J. O.** 1995. Is mean litter size the most productive? A test in Columbian ground squirrels. *Ecology*, 76: 1643-1654.
- Roemer, G., Donlan, J., et Courchamp, F.** 2002. Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: how exotic species turn native predators into prey. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99: 791-796.
- Roff, D. A.** 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. New York Chapman and Hall.
- Rosell, C.** 1998. Biological I ecologia del senglar (*Sus scrofa*) a dues poblacions des nordest ibéric. *Aplicacio a la gestio.*: 1-269.
- Ross, K. G.** 2001. Mol. Ecol. of social behaviour: analyses of breeding systems and genetic structure. *Mol. Ecol.*, 10: 265-284.
- Roulin, A.** 2002. Why do lactating females nurse alien offspring? A review of hypotheses and empirical evidence. *Anim. Behav.*, 63: 201-208.
- Roulin, A., et Heeb, P.** 1999. The immunological function of allosucking. *Ecol. Lett.*, 2: 319-324.
- Rowell, T. E.** 1991. Till death us do part: long-lasting bonds between ewes and their daughters. *Anim. Behav.*, 42: 681-682.
- Rubenstein, D. I., et Hohmann, M. E.** 1989. Parasites and social behaviour of island feral horses. *Oikos*, 55: 312-320.
- Ruckstuhl, K. E.** 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Anim. Behav.*, 56: 99-106.
- Ruckstuhl, K. E.** 1999. To synchronise or not to synchronise : a dilemma for young bighorn males ? *Behaviour*, 136: 805-818.
- Ruckstuhl, K. E., et Festa-Bianchet, M.** 2001. Group choice by subadult bighorn rams: Trade-offs between foraging efficiency and predator avoidance. *Ethology*, 107: 161-172.
- Ruckstuhl, K. E., et Neuhaus, P.** 2001. Behavioral synchrony in ibex groups: effects of age, sex and habitat. *Behaviour*, 138: 1033-1046.



- Ruckstuhl, K. E., et Neuhaus, P.** 2002. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biol. Rev.*, 77: 77-96.
- Russell, A. F., Brotherton, P. N. M., McIlrath, G., Sharpe, L., et Clutton-Brock, T. H.** 2003. Breeding success in cooperative meerkats: effects of helper number and maternal state. *Behav. Ecol.*, 14: 486-492.
- Rutberg, A. T.** 1983. Factors influencing dominance status in american bison cows (*Bison bison*). *Z. Tierpsych.*, 63: 206-212.
- Rutberg, A. T.** 1986. Dominance and its *fitness* consequences in American bison cows. *Behaviour*, 96: 62-91.
- Rutberg, A. T.** 1987. Adaptative hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interpecific test. *Am. Nat.*, 130: 692-710.
- Ruusila, V., Ermala, A., et Hyvarinen, H.** 2000. Costs of reproduction in introduced female Canadian beavers (*Castor canadensis*). *J. Zool. (London)*, 252: 79-82.
- Sachs, J. L., Mueller, U. G., Wilcox, T. P., et Bull, J. J.** 2004. The evolution of cooperation. *Quart. Rev. Biol.*, 79: 135-160.
- Sadleir, R. M. F. S.** 1969. The role of nutrition in the reproduction of wild mammals. *J. Reprod. Fert.*, 6: 39-48.
- Sæther, B. E., et Heim, M.** 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in females moose (*Alces alces*) – the effects of environmental variability. *J. Anim. Ecol.*, 62: 482-489.
- Sain, S. R., Baggerly, K. A., et Scott, D. W.** 1994. Cross-validation of multivariate densities. *J. Am. Stat. Ass.*, 89: 427.
- Samuel, M. D., et Garton, E. O.** 1985. Home range: a weighted normal estimate and tests of underlying assumptions. *J. Wild. Manage.*, 35: 338-346.
- Sand, H.** 1996. Life-history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia*, 106: 212-220.
- Santiapillai, C., et Chambers, M. R.** 1980. Aspects of the population dynamics of the wild pigs (*Sus scrofa* Linnaeus) in the Ruhuna National Park, Sri Lanka. *Spixiana*, 3: 239-250.
- Saunders, G., et Kay, B.** 1996. Movements and home ranges of Feral Pigs (*Sus scrofa*) in Kosciuszko National Park, New South Wales. *Wildl. Res.*, 23: 711-719.
- Say, L.** 2000. Systeme appariement et succès de reproduction chez le chat domestique (*Felis catus*). Consequences sur la distribution de la variabilité génétique. These de 3ème cycle, Université Claude-Bernard-Lyon I: 1-162
- Say, L., Pontier, D., et Natoli, E.** 1999. High variation in multiple paternity of domestic cats (*Felis catus* L.) in relation to environmental conditions. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 266: 2071-2074.
- Schley, L., et Roper, T. J.** 2003. Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Rev.*, 33: 43-56.
- Schoener, T. W.** 1981. An empirically based estimate of home range. *Theor. Pop. Biol.*, 20: 281-325.
- Schwede, G., Hendrichs, H., et McShea, W.** 1993. Social and spatial organization of female white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, during the fawning season. *Anim. Behav.*, 45: 1007-1017.
- Seaman, D. E., Millsaugh, J. J., Kernohan, B. J., Brundige, G. C., Raedeke, K. J., et Gitzen, R. A.** 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. *J. Wild. Manage.*, 63: 739-747.
- Seaman, D. E., et Powell, R. A.** 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, 77: 2075-2085.
- Servanty, S.** 2003. Variations des parametres de la reproduction et de la croissance post-natale : cas d'un ongulé à fécondité élevée, le sanglier (*Sus scrofa scrofa*). In: *DEA, Université de Lyon 1*, pp. 1-30.
- Sheldon, B. C., et West, S. A.** 2004. Maternal Dominance, Maternal Condition, and Offspring Sex Ratio in Ungulate Mammals. *Am. Nat.*, 163: 40-54.
- Sherman, P. W., Lacey, E. A., Reeve, H. K., et Keller, L.** 1995. The eusociality continuum. *Behav. Ecol.*, 6: 102-108.
- Sibly, R. M.** 1983. Optimal group size is unstable. *Anim. Behav.*, 31: 947-948.
- Sibly, R. M., et Hone, J.** 2002. Population growth rate and its determinants: an overview. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 357: 1153-1170.
- Siegel, S., et Castellan, N. J.** 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. New York: McGraw-Hill.
- Silk, J. B.** 1983. Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive ability. *Am. Nat.*, 121: 56-66.
- Sinclair, A. R. E.** 1985. Does interspecific competition or predation shape the African ungulate community ? *J. Anim. Ecol.*, 54: 899-918.



- Singer, F., Otto, D., Tipton, A., et Hable, C. 1981. Home ranges, movements and habitat use of european wild boar in tennessee. *J. Wildl. Manage.*, 45: 343-353.
- Singer, F. J., Swank, W. T., et Clebsch, E. E. C. 1984. Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *J. Wildl. Manage.*, 48: 464-473.
- Sjarmidi, A., et Gerard, J. F. 1988. Autour de la systematique et la distribution des suidés. *Monitore zool. Ital.*, 22: 415-448.
- Smolker, R. A., Richard, A. F., Connor, R. C., et Pepper, J. W. 1992. Sex differences in patterns of association among indian ocean bottlenose dolphins. *Behaviour*, 123: 38-69.
- Sokal, R. R., et Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. New York.
- Solomon, N. G., et French, J. A. 1997. The study of mammalian cooperative breeding. *In* Cooperative breeding in mammals. Edited by (Solomon, N. G. et French, J. A.). Cambridge Cambridge Univ. Press. pp. 1-10
- Somers, M. J., Rasa, A. E., et Penzhorn, B. L. 1995. Group structure and social behaviour of warthogs, *Phacochoerus aethiopicus*. *Acta Theriol.*, 40: 257-281.
- Spitz, F. 1989. Mortalité et dispersion chez le sanglier (*Sus scrofa*) de Camargue. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife.*, 6: 27-42.
- Spitz, F., Gleize, J. C., et Duncan, P. 1990. Particularités de croissance pondérale du sanglier : cas des populations de Camargue 5sud de la France). *Mammalia*, 54: 405-414.
- Spitz, F., et Janeau, G. 1990. Spatial stratégies : an attempt to classify daily movements of wild boar. *Acta Theriol.*, 35: 129-149.
- Spitz, F., Valet, G., et Brisbin, I. L. 1998. Variation in body mass of wild boars from southern France. *J. Mamm.*, 79: 251-259.
- Stacey, P. B., et Koenig, W. D. 1990. *Cooperative breeding in Birds*. Cambridge University Cambridge Press.
- Stearns, S. C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Funct. Ecol.*, 3: 259-268.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press.
- Sterck, E. H. M., Watts, D. P., et van Schaik, C. P. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 41.
- Stokes, E. J., Parnell, R. J., et Olejniczak, C. 2003. Female dispersal and reproductive success in wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 54: 329-339.
- Sugiyama, Y., et Ohsawa, H. 1982. Population dynamics of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) with special reference to the effect of artificial feeding. *Folia primat.*, 39: 238-263.
- Takahata, Y., Suzuki, S., Okayasu, N., Sigiura, H., Takahashi, H., Yamagiwa, J., Agetsuma, N., Hill, D., Saito, C., Sato, S., Tanaka, T., et Sprague, D. 1998. Does troop size of wild Japanese macaques influence birth rate and infant mortality in the absence of predators? *Primates*, 39: 245-251.
- Teillaud, P. 1985. Organisation sociale chez le sanglier : son implication dans le comportement alimentaire des adultes et dans l'intégration du jeune au sein du groupe. *Les colloques de l'INRA*, 38: 191-205.
- Teillaud, P. 1986. La vie sociale chez le sanglier : co-émergence collectivité-individualité. *Cahiers d'ethologie appliquée*, 6: 157-184.
- Thompson, K. V. 1993. Aggressive behavior and dominance hierarchies in female sable antelope, *Hippotragus niger*: implications for captive management. *Zoo Biol*, 12: 189-202.
- Thompson, K. V. 1995. Flehmen and birth synchrony among female sable antelope, *Hippotragus niger*. *Anim. Behav.*, 50: 475-484.
- Thouless, C. R., et Guinness, F. E. 1986. Conflict between red deer hinds: the winner always wins. *Anim. Behav.*, 34: 1166-1171.
- Toïgo, C., Gaillard, J.-M., Gauthier, D., Girard, I., Martinot, J.-P., et Michallet, J. 2002. Female reproductive success and costs in an alpine capital breeder under constrasting environments. *Ecoscience*, 9: 427-433.
- Trivers, R. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quart. Rev. Biol.*, 46: 35-57.
- Trivers, R. L., et Willard, D. E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179: 90-91.
- Truvé, J., et Lemel, J. 2003. Timing and distance of natal dispersal for wild boar *Sus scrofa* in Sweden. *Wildl. Biol.*, 9: 51-57.
- Tsarev, S. A. 1991. Cyclic variations of the social structure in wild boar groups (*Sus scrofa*). *Rev. Zool.*, 70: 97-109.
- Tufto, J., Andersen, R., et Linnell, J. D. C. 1996. Habitat use and ecological correlates of home-range size in a small cervide: the roe deer. *J. Anim. Ecol.*, 65: 715-724.



- Underwood, R.** 1981. Companion preference in an eland herd. *Afr. J. Ecol.*, 19: 341-354.
- van Dierendonck, M. C., de Vries, H., et Schilder, M. B. H.** 1995. An analysis of dominance, its behavioural parameters and possible determinants in a herd of Icelandic horses in Captivity. *Neth. J. Zool.*, 45: 362-385.
- van Horn, R. C., Engh, A. L., Scribner, K. T., Funk, S. M., et Holekamp, K. E.** 2004. Behavioural structuring of relatedness in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*) suggests direct *fitness* benefits of clan-level cooperation. *Mol. Ecol.*, 13: 449-458.
- van Noordwijk, A., et De Jong, G.** 1986. Acquisition and allocation of ressources: their influence on variation in life history tactics. *Am. Nat.*, 128: 137-142.
- van Schaik, C. P.** 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, 87: 120-140.
- van Schaik, C. P., et van Hooff, J. A. R.** 1983. On the ultimate causes of primate social systems. *Behaviour*, 85: 91-117.
- Vassant, J.** 1994. Notion de base pour la gestion. Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse, 191: 48-57.
- Vassant, J.** 1997. Agrainage et gestion des populations de sangliers. Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse (fiche technique 92), 227: 1-4.
- Vassant, J.** 1999. La gestion cynégétique des populations de sangliers. Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse (fiche technique 96), 246: 1-4.
- Vassant, J., et Brandt, S.** 1995. Adaptation du piégeage par enclos-piège de type corral pour la capture de compagnies de sangliers (*Sus scrofa*). *Gibier Faune Sauvage*, 12: 51-61.
- Vassant, J., Brandt, S., et Jullien, J.** 1992. Des sangliers encore plus sédentaires qu'il était imaginable de le croire. Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse, 147: 21-26.
- Vassant, J., et Breton, D.** 1986. Essai de réduction de dégâts de sangliers (*Sus scrofa scrofa*) sur blé (*Triticum sativum*) au stade laiteux, par distribution de maïs (*zea maïs*) en forêt. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife.*, 3: 83-95.
- Vernesi, C., Crestanello, B., Pecchioli, E., Tartari, D., Caramalli, D., Hauffe, H., et Bertorelle, G.** 2003. The genetic impact of demographic decline and reintroduction in the wild boar (*Sus scrofa*): A microsatellite analysis. *Mol. Ecol.*, 12: 585-595.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., et Westbrooks, R.** 1996. Biological invasions as global environmental change. *Am. Scient.*, 84: 468-478.
- Vtorov, I. P.** 1993. Feral pig removal: effects on soil microarthropods in a Hawaiiin rain forest. *J. Wildl. Manage.*, 57: 875-880.
- Wahaj, S. A., Guse, K. R., et Holekamp, K. E.** 2001. Reconciliation in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Ethology*, 107: 1057-1074.
- Wahlström, K. L., et Kjellander, P.** 1995. Ideal free distribution and natal dispersal in female roe deer. *Oecologia*, 103: 302-308.
- Waithman, J. D., Sweitzer, R. A., Van Vuren, D., Brinkhaus, A. J., Gardner, I. A., et Boyce, W. M.** 1999. Range expansion, population sizes, and management of wild pigs in california. *J. Wildl. Manage.*, 63: 298-308.
- Walls, S. S., et Kenward, R. E.** 2001. Spatial consequences of relatedness and age in buzzards. *Anim. Behav.*, 61: 1069-1078.
- Waterman, J. M.** 2002. Delayed maturity, group fission and the limits of group size in female Cape ground squirrels (*Sciuridae: Xerus inauris*). *J. Zool. (London)*, 256: 115-120.
- Welander, J.** 2000. Spatial and temporal dynamics of wild boar (*Sus scrofa*) rooting in a mosaic landscape. *J. Zool. (London)*, 252: 263-271.
- West-Eberhard M.J.**, 1975. The evolution of social behavior by kin selection. *Q Rev Biol* 50:1-33
- Whitehead, H.** 1997. Analysing animal social structure. *Anim. Behav.*, 53: 1053-1067.
- Whitehead, H., Waters, S., et Lyrholm, T.** 1991. Social organization in female sperm whales and their offspring: constant companions and casual acquaintances. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 385-389.
- Widdig, A.** 2002. Paternal kinship among adult female rhesus macaques (*Macaca mulatta*). In: *Ph.D, Berlin*, pp. 153.
- Wilkinson, G. S.** 1984. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308: 181-184.
- Williams, C. K., Lutz, R. S., et Applegate, R. D.** 2003. Optimal group size and northern bobwhite coveys. *Anim. Behav.*, 66: 377-387.
- Williams, G. C.** 1966. Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.*: 687-690.
- Williams, G. C.** 1979. The question of adaptive sex ratio in outcrossed vertebrates. *Proc. R. Soc. Lon. B*, 205: 567-580.



- Wilson, E.O.** 1975. Sociobiology: The New Synthesis. Cambridge, MA: Harvard University Press
- Wimmer, B., Tautz, D., et Kappeler, P. M.** 2002. The genetic population structure of the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*), a basal primate from Madagascar. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 52: 166-175.
- Winkler, D. W.** 1987. A general model for parental care. *Am. Nat.*, 130: 526-543.
- Wittenberger, J. F.** 1980. Group size and polygamy in social mammals. *Am. Nat.*, 115: 197-222.
- Wolff, J. O., et Macdonald, D. W.** 2004. Promiscuous females protect their offspring. *Trends Ecol. Evol.*
- Woodroffe, R., et Macdonald, D. W.** 2000. Helpers provide no detectable benefits in the European badger (*Meles meles*). *J. Zool. (London)*, 250: 113-119.
- Worton, B. J.** 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecol. Modell.*, 38: 277-298.
- Worton, B. J.** 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology*, 70: 164-168.
- Worton, B. J.** 1995. Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *J. Wild. Manage.*, 59: 794-800.
- Wrangham, R. W.** 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 51: 262-299.
- Wrangham, R. W., Gittleman, J. L., et Chapman, C. A.** 1993. Constraints on group size in primates and carnivores: population density and day-range as assays of exploitation competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 32: 199-210.

LISTE DES TABLEAUX

| | | |
|------------|--|-----|
| Tableau 1 | Variables utilisées permettant de catégoriser une femelle de Reproductive ou de Non-Reproductive | 31 |
| Tableau 2 | Récapitulatif des prédictions testées sur la taille et la composition des rassemblements | 34 |
| Tableau 3 | Organisation sociale établie à partir de l'âge et du sexe des individus présents | 35 |
| Tableau 4 | Validité des prédictions testées sur la taille et la composition des rassemblements | 39 |
| Tableau 5 | Récapitulatif des prédictions testées sur la taille et la composition des groupes. | 41 |
| Tableau 6 | Evolution saisonnière du nombre de femelles et d'individus dans le groupe | 44 |
| Tableau 7 | Analyse des associations entre les variables Groupe, Période et Organisation sociale par un modèle log-linéaire | 45 |
| Tableau 8 | Nombre de génération de femelles dans les groupes en fonction de leurs organisations sociales | 46 |
| Tableau 9 | Validité des prédictions testées sur la taille et la composition des groupes. | 48 |
| Tableau 10 | Récapitulatif des prédictions testées sur la structure et le rang social. | 54 |
| Tableau 11 | Evolution saisonnière de l'indice d'association en fonction des types dyadiques | 58 |
| Tableau 12 | Matrice des interactions agonistiques gagnant/perdant entre différents individus | 60 |
| Tableau 13 | Validité des prédictions testées sur la structure et le rang social. | 61 |
| Tableau 14 | Inégalités et égalité utilisées pour tester la relation prépondérante unissant les femelles | 72 |
| Tableau 15 | Caractéristiques des neuf loci microsatellites utilisés pour inférer la paternité des 14 portées | 73 |
| Tableau 16 | Modèle écologique de l'organisation sociale chez le sanglier | 80 |
| Tableau 17 | Prédictions concernant l'évolution des familles entre deux épisodes reproductifs. | 88 |
| Tableau 18 | GRM du taux de croissance du groupe en fonction des ressources alimentaires et des paramètres démographiques | 91 |
| Tableau 19 | GRM des femelles recrutées en fonction des ressources alimentaires et des paramètres démographiques | 93 |
| Tableau 20 | Validité des prédictions testées sur l'évolution des familles entre deux épisodes reproductifs. | 93 |
| Tableau 21 | Prédictions concernant la stabilité de la structure matriarcale. | 98 |
| Tableau 22 | Analyse de la stabilité sociale des groupes par des modèles log-linéaire | 100 |
| Tableau 23 | Validité des prédictions testées concernant la stabilité de la structure matriarcale | 103 |
| Tableau 24 | Parturition dates according to the mothers' reproduction and <i>yearlings'</i> social status | 108 |
| Tableau 25 | Prédictions testées concernant les facteurs pouvant influencer la fitness directe des laies | 116 |
| Tableau 26 | GRM comparant la taille de portée en fonction de l'âge des femelles | 120 |
| Tableau 27 | Régression multiple comparant le rapport J/F en relation avec les paramètres démographiques | 122 |
| Tableau 28 | GRM comparant l'intervalle entre deux parturitions en fonction des facteurs sociaux et écologiques | 125 |
| Tableau 29 | Validité des prédictions testées concernant les facteurs pouvant influencer la fitness directe des laies | 127 |
| Tableau 30 | Social stability (in percentage) inside social groups, according to female age class and reproductive status | 143 |
| Tableau 31 | GRM comparant le taux de croissance des jeunes en fonction de l'année, du sexe des jeunes, de l'âge de la mère, du poids des jeunes à la première capture, du nombre de femelles adultes et yearlings dans le groupe | 150 |
| Tableau 32 | Prédictions testées concernant la taille et la stabilité des DV | 164 |
| Tableau 33 | DV des individus suivis en période Hors-Chasse et en période de Chasse | 169 |
| Tableau 34 | GLM pour analyser la taille des domaines vitaux annuels | 169 |
| Tableau 35 | Domaines vitaux saisonniers et paramètre d'auto-corrélation | 170 |

| | | |
|------------|--|-----|
| Tableau 36 | GLM pour analyser la taille des domaines vitaux saisonniers | 171 |
| Tableau 37 | TR estimés à 95% et 50% entre les DV-S, moy. géométriques des distances entre les centroïdes et corrélation entre le TR et la distance | 171 |
| Tableau 38 | GLM pour analyser le taux de recouvrement entre deux saisons consécutives | 172 |
| Tableau 39 | TR estimés à 95% et 50% entre les DV de deux années, en période Hors-Chasse et de Chasse, moyennes géométriques des distances des centroïdes et corrélation entre le TR et la distance | 173 |
| Tableau 40 | Validité des prédictions testées concernant la taille et la stabilité des DV | 178 |
| Tableau 41 | Bénéfices et coûts potentiels de la philopatrie des femelles yearlings | 199 |

LISTE DES FIGURES

| | | |
|-----------|--|-----|
| Figure 1 | Classes d'âge des femelles de sangliers | 17 |
| Figure 2 | Evolution des prélèvements nationaux entre 1973 et 2001 | 20 |
| Figure 3 | Evolution des prélèvements départementaux entre 1986 et 2001 | 21 |
| Figure 4 | Carte de la partie Est du massif forestier d'Arc-en-Barrois | 22 |
| Figure 5 | Evolution du nombre de sangliers tués chaque année entre 1990 et 2003 sur l'ensemble du massif | 24 |
| Figure 6 | Différents types de piégeage | 25 |
| Figure 7 | Dispositif de vidéo-surveillance pour filmer les sangliers de nuit | 28 |
| Figure 8 | Variation des ressources alimentaires entre l'automne 1989 et le printemps 2003 | 29 |
| Figure 9 | Distribution des paramètres démographiques des rassemblements | 37 |
| Figure 10 | Distribution mensuelle de la taille de rassemblement et du nombre de femelles | 38 |
| Figure 11 | Variations du nombre d'individus en relation avec l'organisation sociale | 38 |
| Figure 12 | Evolution saisonnière de l'organisation sociale des groupes | 44 |
| Figure 13 | Paramètres démographiques des 17 groupements étudiés entre 1990 et 2002 | 46 |
| Figure 14 | Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique de l'indice d'association | 57 |
| Figure 15 | Fréquence des interactions agonistiques | 59 |
| Figure 16 | Schéma représentant les cinq scénarii envisagés pour connaître le lien entre une femelle et des jeunes | 71 |
| Figure 17 | Comparaison des valeurs attendues et observées, en fonction des 5 inégalités testées pour étudier la structure sociale | 74 |
| Figure 18 | Modèle socioécologique caractérisant les sangliers de populations forestières | 78 |
| Figure 19 | Concordance des termes entre les évolutions inter-annuelles des familles et les disponibilités alimentaires | 88 |
| Figure 20 | Distribution en fonction de l'âge des femelles réparties dans les groupes et des femelles tuées par la chasse | 90 |
| Figure 21 | Evolution des effectifs (moy. \pm IC) pour les individus présents dans les groupes à l'année (n) et à l'année (n+1) | 91 |
| Figure 22 | Variation du taux de croissance, en fonction de l'interaction entre le nombre de femelles Adultes et le nombre de femelles <i>Yearlings</i> | 92 |
| Figure 23 | Nombre de femelles adultes, <i>yearlings</i> et total du groupe, avant un éventuel éclatement | 101 |
| Figure 24 | Régression logistique entre le nombre de femelles <i>yearlings</i> recrutées et la probabilité que le groupe se scinde | 101 |
| Figure 25 | Nombre d'individus (a) et d'adultes (b) par groupe à l'année (n+1) en fonction du taux de croissance (r) et d'une éventuelle fission | 102 |
| Figure 26 | Mean monthly social affinity values for mother-daughter dyads | 108 |
| Figure 27 | Relation entre l'âge des femelles et les paramètres reproducteurs | 119 |
| Figure 28 | Variation de la taille de portée des femelles (>3 ans) en fonction de l'interaction entre le nombre de femelles adultes et <i>yearlings</i> | 121 |
| Figure 29 | Relation entre le biais de reproduction et le nombre de femelles <i>yearlings</i> . | 121 |
| Figure 30 | Variation du rapport J/F en fonction de l'interaction entre le nombre de femelles adultes et le nombre de femelles <i>yearlings</i> | 123 |
| Figure 31 | Rapport J/F en fonction de l'interaction entre le nombre de femelles Adultes et les disponibilités alimentaires à l'année (n) | 124 |
| Figure 32 | Distribution de l'IDP de 49 femelles | 125 |
| Figure 33 | Relation entre l'IDP et les paramètres démographique et écologique | 126 |
| Figure 34 | Relation entre l'IDP et le nombre de femelles adultes recrutées | 126 |
| Figure 35 | Percentage of litters, born by older mothers and <i>yearling</i> mothers inside a social group, each fortnight during the parturition season | 142 |

| | | |
|-----------|--|-----|
| Figure 36 | Relationships between the probability of group stability and reproductive asynchrony for (a) older females and (b) <i>yearling</i> females | 144 |
| Figure 37 | Variation du taux de croissance des jeunes en fonction de l'année et du sexe des jeunes | 150 |
| Figure 38 | Variation du taux de croissance des jeunes en fonction de l'interaction entre le nombre de femelles Adultes et <i>Yearlings</i> | 151 |
| Figure 39 | Field and hunting data that were used for investigate the consequence of precocious breeding | 156 |
| Figure 40 | Comparison of growth rate 1 measured between spring at 1 yr and winter at 1 yr, according to reproductive success at 1 yr (Reproductive or Non-Reproductive) | 157 |
| Figure 41 | Comparison of body mass 2 measured during winter at 1 yr, according to reproductive success at 1 yr (Reproductive or Non-Reproductive) | 158 |
| Figure 42 | Comparison of growth rate 2 measured between spring at 1 yr and spring at 2 yr, according to reproduction at 1 yr (Reproductive or Non-Reproductive) | 158 |
| Figure 43 | Comparison of litter size 1 (number of fetuses) and litter size 2 (number of piglets) according to reproduction at 1 yr (Reproductive or Non-Reproductive) | 159 |
| Figure 44 | Schéma représentant les domaines vitaux pour un même individu sur deux périodes A et B | 166 |
| Figure 45 | Distance entre les moy. harmoniques des centroïdes et le taux de recouvrement entre les périodes hors chasse et chasse | 170 |
| Figure 46 | Distance entre les moy. harmoniques et le TR entre les saisons | 172 |
| Figure 47 | Relation entre le TR des DV annuels et le taux de croissance de la famille | 174 |
| Figure 48 | Sédentarité des DV en période de Chasse et de Hors-Chasse entre plusieurs années consécutives | 176 |
| Figure 49 | Distances (a) entre les moy. harmoniques des centroïdes et (b) le TR entre la 1 ^{ère} année de suivi et les années suivantes en période hors chasse | 177 |
| Figure 50 | Distances (a) entre les moy. harmoniques des centroïdes et (b) le TR entre la 1 ^{ère} année de suivi et les années suivantes en période de chasse | 178 |
| Figure 51 | Relation entre le nombre de femelles observées par groupe, le nombre de femelles tuées en forêt domaniale d'Arc en Barrois et les années | 188 |
| Figure 52 | Relation entre le nombre de femelles observées par groupe et le nombre de femelles tuées en forêt domaniale d'Arc en Barrois l'année précédente | 188 |
| Figure 53 | Recouvrement des groupes familiaux en période Hors-chasse | 193 |
| Figure 54 | Régression logistique indiquant la probabilité de survie en fonction du nombre de femelles dans le groupe. | 195 |
| Figure 55 | <i>Fitness</i> inclusive prédite pour une femelle <i>yearling</i> | 201 |
| Figure 56 | Schéma intégratif des contraintes écologique, sociale et physiologique pouvant affecter l'organisation sociale des sangliers en milieu forestier | 202 |
